



Bundesministerium
für Landwirtschaft, Ernährung
und Heimat



Schlussbericht zum Thema

Wechselwirkungen der Landschaftsstruktur und kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf die Diversität, die Populationsentwicklung und den Gesundheitszustand von Wild- und Honigbienen

FKZ:

2819OE115,

2819OE156

Projektnehmer/Projektnehmerin:

Universität Göttingen,

Universität Halle-Wittenberg

Gefördert durch das Bundesministerium für Landwirtschaft, Ernährung und Heimat auf Grund eines Beschlusses des deutschen Bundestages im Rahmen des Bundesprogramms Ökologischer Landbau.

Das Bundesprogramm Ökologischer Landbau (BÖL) hat sich zum Ziel gesetzt, die Rahmenbedingungen für die ökologische Landwirtschaft in Deutschland zu verbessern. Es wird vom Bundesministerium für Landwirtschaft, Ernährung und Heimat (BMLEH) finanziert und in der BÖL-Geschäftsstelle in der Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE) in die Praxis umgesetzt. Das Programm gliedert sich in zwei ineinandergreifende Aktionsfelder - das Forschungs- und das Informationsmanagement.

Detaillierte Informationen und aktuelle Entwicklungen finden Sie unter:

www.bundesprogramm.de
www.oekolandbau.de/forschung

Wenn Sie weitere Fragen haben, wenden Sie sich bitte an:

Bundesanstalt für Landwirtschaft und Ernährung
Bundesprogramm Ökologischer Landbau
Deichmanns Aue 29
53179 Bonn
Tel.: 0228-6845-3280
E-Mail: boel-forschung@ble.de

Schlussbericht

Berichtszeitraum 17.02.2021 - 31.12.2024

**Fördermaßnahme von Forschungsvorhaben zum Schutz
von Bienen und weiteren Bestäuberinsekten in der Agrarlandschaft**

Titel des Vorhabens

**Wechselwirkungen der Landschaftsstruktur und kombinierter
Agrarumweltmaßnahmen auf die Diversität, die Populationsentwicklung
und den Gesundheitszustand von Wild- und Honigbienen**



Fotos: Kathrin Czechofsky

Akronym ComBee

Projektlaufzeit 17.02.2021 bis 31.10.2024

Göttingen, den 30.04.2025

Gefördert durch



aufgrund eines Beschlusses
des Deutschen Bundestages

Kontaktdaten der Projektpartner

Catrin Westphal, Annika Hass, Kathrin Czechofsky, Ricarda Koch, Funktionelle Agrobiodiversität & Agrarökologie, Universität Göttingen, Grisebachstr. 6, 37077 Göttingen, Tel. +49 551 39-28275, www.agrobiodiversity.uni-goettingen.de

Robert Paxton, Patrycja Pluta; Allgemeine Zoologie, Universität Halle-Wittenberg, Hoher Weg 8, 06120 Halle (Saale), Tel. +49-345-5526500, https://www.zoologie.uni-halle.de/allgemeine_zoologie

Lisa Prudnikow, Röbbbe Wünschiers, Hochschule Mittweida – University of Applied Sciences, Angewandte Computer- und Biowissenschaften, Am Schwanenteich 4b, 09648 Mittweida, Tel. +49 3727 581941

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis.....	4
Kurzfassung	5
Summary.....	6
1. Einführung	7
1.1 Gegenstand des Vorhabens	7
1.2 Ziele und Aufgabenstellung des Projekts, Bezug des Vorhabens zu den einschlägigen Zielen des BÖL oder zu konkreten Bekanntmachungen und Ausschreibungen.....	7
1.3 Planung und Ablauf des Projektes.....	9
2. Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde.....	9
3. Material und Methoden.....	13
3.1 Experimentelles Design (AP 1).....	13
3.1.1 Auswahl der Untersuchungslandschaften entlang der Landschaftsgradienten (AP 1.1).....	13
3.1.2 Experimentelle Erhöhung der Honigbiendichten (AP 1.2).....	13
3.2 Erfassung der Bestäubergemeinschaften und Quantifizierung des Blütenangebots (AP 2).....	14
3.2.1 Transektbegehungen (AP 2.1).....	14
3.2.2 Quantifizierung des Blütenangebots (AP 2.2).....	15
3.3 Populationsentwicklung von solitären Wildbienen, Hummeln und Honigbienen und Bienengesundheit (AP 3).....	15
3.3.1 Populationsgröße solitärer Wildbienen und Wespen in Nisthilfen (AP 3.1).....	15
3.3.2 Populationsentwicklung und Gesundheit von Hummelvölkern (AP 3.2 und AP 4.2).....	16
3.3.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2, und AP 4.3)	16
3.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen (AP 4.1 und AP 4.4).....	17
3.5 Populationsdichten Hummeln (AP 5).....	17
4. Ausführliche Darstellung der wichtigsten Ergebnisse.....	18

4.1 Experimentelle Erhöhung der Honigbienendichten (AP 1.2, AP 3.3).....	18
4.2 Bestäubergemeinschaften und Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen (AP 2).....	19
4.2.1 Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen (AP 2.1, AP 2.2).....	19
4.2.2 Interagierende Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf Landschaftsebene (AP 2.1).....	20
4.2.3 Auswirkungen erhöhter Honigbienendichten und kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf den Artenreichtum und Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen (AP 1.2, AP 2).....	22
4.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2, AP 4.3).....	25
4.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen (AP 4.1, AP 4.4).....	29
4.4.1 Prävalenz von Pathogenen.....	29
4.4.2 Dichteabhängige Übertragung von Pathogenen (AP 4.4).....	30
4.5 Populationsdichten Hummeln (AP 5).....	31
5. Diskussion der Ergebnisse	32
5.1 Experimentelle Erhöhung der Honigbienendichten.....	32
5.2 Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf Landschaftsebene auf Wildbienen (AP 2).....	33
5.2.1 Interagierende Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf die Dichten und den Artenreichtum von Wildbienen.....	33
5.2.2 Auswirkungen erhöhter Honigbienendichten und kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf den Artenreichtum und Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen	34
5.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2 und AP 4.3).....	35
5.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen (AP 4.1 und AP 4.4).....	36
5.5 Schlussfolgerungen.....	37
6. Angaben zum voraussichtlichen Nutzen und zur Verwertbarkeit der Ergebnisse	37

7. Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen; Hinweise auf weiterführende Fragestellungen	38
8. Zusammenfassung	40
9. Literaturverzeichnis	41
10. Realisierte Veröffentlichungen zum Projekt, bisherige und geplante Aktivitäten zur Verbreitung der Ergebnisse.....	45
10.1 Wissenschaftliche Publikationen	45
10.2 Presseinformationen und andere Beiträge.....	46

Abkürzungsverzeichnis

MW ± SE Mittelwert und Standardfehler

MW ± SD Mittelwert und Standardabweichung

DWV-A: Deformed wing virus genotype A/Krüppelflügelvirus Typ-A

DWV-B: Deformed wing virus genotype B/Krüppelflügelvirus Typ-B

BQCV: Black queen cell virus/Schwarzköningzellen-Virus

ABPV: Acute bee paralysis virus/Akutes Bienenparalyse-Virus

SBV: Sacbrood virus/Sackbrut-Virus

SBPV: Slow bee paralysis virus/Langsames Bienenlähmungsvirus

CBPV: Chronic bee paralysis virus/Chronisches Bienenlähmungsvirus

Kurzfassung

Catrin Westphal¹, Kathrin Czechofsky¹, Patrycja Pluta², Ricarda Koch¹, Lisa Prudnikow³, Röbbke Wünschiers³, Robert Paxton², Annika Hass¹

¹Funktionelle Agrobiodiversität & Agrarökologie, Universität Göttingen, Grisebachstr. 6, 37077 Göttingen, catrin.westphal@uni-goettingen.de

²Allgemeine Zoologie, Universität Halle-Wittenberg, Hoher Weg 8, 06120 Halle (Saale), robert.paxton@zoologie.uni-halle.de

³Hochschule Mittweida – University of Applied Sciences, Angewandte Computer- und Biowissenschaften, Am Schwanenteich 4b, 09648 Mittweida

Im Projekt ComBee wurden die Wirkungen und Wechselwirkungen von Agrarumweltmaßnahmen, Landschaftsstruktur und Honigbiendichten auf Wild- und Honigbienen sowie deren Krankheitserreger untersucht. Ziel war es, wissenschaftlich fundierte Empfehlungen für die bestäuberfreundliche Gestaltung von Agrarlandschaften zu entwickeln. Die Ergebnisse zeigen, dass gezielte Kombinationen von Ökolandbau, einjährigen Blühflächen und naturnahen Habitaten die Dichte und Artenvielfalt von Wildbienen erhöhen. Besonders effektiv erwies sich die Kombination von ökologischem Landbau mit naturnahen Habitaten, da diese Lebensräume sowohl Nahrungsressourcen als auch Nist- und Überwinterungsplätze bieten. Hohe Honigbiendichten können allerdings die positiven Effekte von naturnahen Habitaten auf die Artenvielfalt von Wildbienen verringern.

Zudem hatte der Ökolandbau einen direkten positiven Effekt auf das Koloniewachstum von Honigbienen und konnte auch deren Gesundheitszustand verbessern. Unsere Ergebnisse zeigen außerdem, dass, neben Honigbienen, auch Hummeln Hauptwirte für Bienenpathogene sein können und damit die Pathogenübertragung in Agrarlandschaften beeinflussen. Allerdings können Blühressourcen, die in ökologisch bewirtschafteten Feldern und einjährigen Blühflächen vorkommen, das Risiko der innerartlichen Übertragung von Krankheitserregern sowie das Risiko einer Übertragung zwischen Honigbienen, Hummeln und anderen Wildbienen verringern.

Eine landschaftsweit abgestimmte Umsetzung von Agrarumwelt- und Naturschutzmaßnahmen, insbesondere unter Einbezug des Ökolandbaus, bietet effektive Möglichkeiten, um gesunde und vielfältige Bestäuberpopulationen zu fördern und zentrale Ökosystemleistungen in Agrarlandschaften langfristig zu sichern.

Summary

Catrin Westphal¹, Kathrin Czechofsky¹, Patrycja Pluta², Ricarda Koch¹, Lisa Prudnikow³, Röbbke Wünschiers³, Robert Paxton², Annika Hass¹

¹Funktionelle Agrobiodiversität & Agrarökologie, Universität Göttingen, Grisebachstr. 6, 37077 Göttingen, catrin.westphal@uni-goettingen.de

²Allgemeine Zoologie, Universität Halle-Wittenberg, Hoher Weg 8, 06120 Halle (Saale), robert.paxton@zoologie.uni-halle.de

³Hochschule Mittweida – University of Applied Sciences, Angewandte Computer- und Biowissenschaften, Am Schwanenteich 4b, 09648 Mittweida

In the ComBee project, we investigated the effects of and interactions among agri-environmental measures, landscape structure, and honey bee densities on wild and honey bees as well as their pathogens. The aim was to develop scientifically based recommendations for pollinator-friendly agricultural landscape management. The results show that targeted combinations of organic farming, annual flower fields and semi-natural habitats can increase the density and diversity of wild bees. Particularly effective was the combination of organic farming with semi-natural habitats, possibly because these habitats provide both floral resources and nesting sites for bees. However, high honey bee densities can reduce the positive effects of semi-natural habitats on wild bee species and should therefore be avoided in these landscapes.

In addition, organic farming had a direct positive effect on the colony growth of honey bees and could also improve their health status. Our results also show that, in addition to honey bees, bumblebees can be major hosts for bee pathogens and thus influence pathogen transmission in agricultural landscapes. However, flowering resources found in organically managed fields and annual flower fields can reduce the risk of intra-species transmission of pathogens as well as the risk of transmission between honey bees, bumble bees and other wild bees.

A coordinated and targeted implementation of agri-environmental and conservation measures at the landscape scale, especially including organic farming, offers effective opportunities to promote healthy and diverse pollinator populations and to safeguard essential ecosystem services in agricultural landscapes over the long term.

1. Einführung

1.1 Gegenstand des Vorhabens

Da der ökologische Landbau eine nachhaltige und ressourcenschonende Wirtschaftsform darstellt, die dazu beitragen kann die Nachhaltigkeitsziele der UN Agenda 2030, des Green Deals der EU und die Ziele der Deutschen Nachhaltigkeitsstrategie zu erreichen, soll der Flächenanteil der ökologischen bewirtschafteten Flächen in Deutschland bis 2030 auf 20 % gesteigert werden (BMEL 2019). Bezugnehmend auf dieses Ziel haben wir in diesem praxisorientierten und interdisziplinären Forschungsvorhaben untersucht, wie sich ein steigender Anteil von Ökolandbau auf Landschaftsebene auf die Diversität von Wildbienen und die Vitalität von Wild- und Honigbienen auswirkt. Da es auch innerhalb des Ökolandbaus große Unterschiede der Effekte auf die Biodiversität gibt, die zudem durch die umgebende Landschaft beeinflusst werden (Batáry et al. 2017), ist es besonders wichtig zu erforschen, wie der Ökolandbau am besten zu den Naturschutzziele beitragen kann. In diesem Projekt wurden deshalb die Wechselwirkungen des Ökolandbaus mit weiteren Agrarumweltmaßnahmen (z.B. Blühflächen) und der Landschaftsstruktur, u.a. die Anteile von naturnahen Lebensräumen, untersucht. Der Fokus lag dabei auf den wechselseitigen Wirkungen verschiedener Maßnahmen und der Landschaftsstruktur auf die Diversität von Wildbienen, die Populationsentwicklung von Wild- und Honigbienen sowie auf die Übertragung und Verbreitung von Pathogenen. Mit diesem Ansatz konnten wir die Interaktionen zwischen Pathogenen, Ressourcenverfügbarkeit und Landnutzung untersuchen und damit zu einem besseren Verständnis der Hauptursachen der Bienenverluste beitragen (Goulson et al. 2015; Potts et al. 2016).

1.2 Ziele und Aufgabenstellung des Projekts, Bezug des Vorhabens zu den einschlägigen Zielen des BÖL oder zu konkreten Bekanntmachungen und Ausschreibungen

Das wissenschaftliche Ziel des Forschungsvorhabens ComBee war die Untersuchung der direkten und indirekten Wechselwirkungen der in der Literatur genannten Hauptursachen der Verluste von Bestäuberinsekten, d.h. Landnutzungswandel und Bienenkrankheiten (Goulson et al. 2015; Potts et al. 2016; IPBES 2019). Dabei stehen insbesondere die Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Agrarumweltmaßnahmen und der Landschaftsstruktur sowie ihre Auswirkungen auf die Artengemeinschaften von Bestäubern, die Populationsentwicklung von wilden und gemanagten Bienen, die Prävalenz von Pathogenen und natürlichen Gegenspielern, die Ressourcennutzung und die trophischen Interaktionen zwischen Pflanzen, Bestäubern, Pathogenen und Gegenspielern im Fokus. Zudem wurden mögliche Übertragungswege von

Pathogenen durch Blühressourcen oder erhöhte Bienendichten analysiert. Folgende Forschungsfragen wurden bearbeitet:

- Welche interagierenden Effekte haben verschiedene Agrarumweltmaßnahmen (Ökolandbau, Blühflächen) entlang eines Landschaftsstrukturgradienten (mehrjährige, naturnahe Habitats) auf die Abundanz (Dichten) und Artenvielfalt von Bestäubern, ihre trophischen Interaktionen, ihr Populationswachstum, die Übertragung und Prävalenz von Krankheiten?
- Welche direkten und indirekten Faktoren wirken sich auf die Bienenpopulationen und ihre trophischen Interaktionen aus? Beeinflussen Pathogene und Gegenspieler oder lokale und Landschaftsfaktoren die Diversität und das Populationswachstum?
- Wie wird die Übertragung und Prävalenz von Bienenkrankheiten durch die Verfügbarkeit von Blühressourcen, die Abundanz von Bestäubern, ihre trophischen Interaktionen und ihr Populationswachstum beeinflusst?
- Wie beeinflusst das Blütenangebot die Übertragung von Pathogenen?
- Wie wirken sich erhöhte Honigbienendichten auf die Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen von Wildbienen und die Übertragung von Krankheiten zwischen verschiedenen Bienenarten aus?

Mit der übergreifenden Fragestellung, wie sich unterschiedliche Anteile von 0 bis über 20% Ökolandbau auf Landschaftsebene auf die Übertragung von Pathogenen, die Populationsentwicklung und die Diversität von Bienengemeinschaften auswirken, adressierten wir verschiedene Themenbereiche zur Förderung des ökologischen Landbaus gemäß der *BMEL Zukunftsstrategie ökologischer Landbau* und der *BMEL Richtlinie zur Förderung von Forschungs- und Entwicklungsvorhaben sowie von Maßnahmen zum Technologie- und Wissenstransfer im ökologischen Landbau (BANz AT 06.04.2016 B6, 2.1)*. Im Fokus des Vorhabens standen v.a. die Entwicklung stabiler Agrarökosysteme durch Sicherung der Bestäubungsleistung (2.1.2), die Entwicklung von Konzepten zur präventiven Verbesserung der Gesundheit von Honigbienen (2.1.3), die Verbesserungen der Leistungen des ökologischen Landbaus für den Naturschutz und die Biologische Vielfalt (2.1.4) und der Beitrag des ökologischen Landbaus zur Erreichung von Naturschutzziele und zur Multifunktionalität in der Landwirtschaft (2.1.9; u.a. Ökosystemleistung Bestäubung, Förderung der landwirtschaftlichen Produktivität, Leistungen für den Arten- und Naturschutz).

Zudem haben wir untersucht, wie verschiedene Agrarumwelt- und Naturschutzmaßnahmen kombiniert werden können, damit sie einen wesentlichen Beitrag zum Insektenschutz in der

Agrarlandschaft leisten können. Damit unterstützten wir die Forschung zur Realisierung der Ziele der *Deutschen Nachhaltigkeitsstrategie* und des *Aktionsprogramms Insektenschutz* sowie des Ziels des BMEL, ein synergistisches Zusammenspiel zwischen der Landwirtschaft, der Imkerei und den Bestäuberinsekten zu erreichen (siehe *BAnz AT 09.08.2019 B3*).

1.3 Planung und Ablauf des Projektes

Projektjahr 2021

- 3.1.1 Auswahl der Untersuchungslandschaften entlang der Landschaftsgradienten (AP 1.1)
- 3.2.1 Transektbegehungen und Tonaufnahmen (AP 2.1)
- 3.2.2 Quantifizierung des Blütenangebots (AP 2.2)
- 3.3.2 Populationsentwicklung und Gesundheit von Hummelvölkern (AP 3.2 und AP 4.2)
- 3.3.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2, und AP 4.3)
- 3.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen zwischen Bienen und Blüten, einschließlich der dichteabhängigen Übertragung (AP 4.1 und AP 4.4)
- 3.5 Populationsdichten Hummeln (AP 5)

Projektjahr 2022

- 3.1.2 Experimentelle Erhöhung der Honigbienenendichten (AP 1.2)
- 3.2.1 Transektbegehungen (AP 2.1)
- 3.2.2 Quantifizierung des Blütenangebots (AP 2.2)
- 3.3.1 Populationsgröße solitärer Wildbienen und Wespen in Nisthilfen (AP 3.1)
- 3.3.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2, und AP 4.3)
- 3.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen (AP 4.1 und AP 4.4)
- 3.5 Populationsdichten Hummeln (AP 5)

Projektjahr 2023

- 3.2.1 Transektbegehungen (AP 2.1)
- 3.2.2 Quantifizierung des Blütenangebots (AP 2.2)
- 3.5 Populationsdichten Hummeln (AP 5)

Projektjahr 2024

- Datenaufarbeitung (alle AP)
- Statistische und bioinformatische Analysen (alle AP)
- Schreiben von Manuskripten und Publizieren der Ergebnisse (alle AP)

2. Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde

In Deutschland wurde ein dramatischer Rückgang der Biomasse, Abundanz und Artenvielfalt der Insekten festgestellt (Hallmann et al. 2017; Seibold et al. 2019). Auch Wildbienen sind von dem Artenrückgang betroffen. Bereits mehr als die Hälfte (52,6%) aller Bienenarten stehen auf der Roten Liste Deutschlands und sind somit vom Aussterben bedroht (Westrich et al. 2012). Dies kann sich negativ auf die Bestäubung und Erträge von ca. 70% der globalen

Kulturpflanzen auswirken (Klein et al. 2007). Eine der wichtigsten Ursachen für die Abnahme von Wildbienenpopulationen ist die Intensivierung der Landwirtschaft, die zu einem reduzierten Ressourcenangebot und Verlusten von Lebensräumen führt (Potts et al. 2016; Kovács-Hostyánszki et al. 2017).

Eine weitere wichtige Ursache für den Rückgang sind Krankheitserreger. Pathogene, insbesondere Viren, können von Honigbienen und anderen kommerziell eingesetzten Bestäubern auf wildlebende Hummeln (*Bombus* spp.) und andere Wildbienenarten mit ähnlicher ökologischer Nische übertragen werden (Manley et al. 2015; Tehel et al. 2016). Dazu zählen auch Hummelkolonien, die im Erwerbsobstanbau eingesetzt werden. Beispielsweise wird die Übertragung von Pathogenen aus kommerziellen Hummelkolonien als primäre Ursache für den verbreiteten und starken Rückgang einiger Hummelarten in Nordamerika diskutiert (Cameron et al. 2011). In Südamerika konnte ein Zusammenhang zwischen der Ausbreitung von Pathogenen aus importierten Hummelkolonien (*B. terrestris* L.) und dem Rückgang bzw. dem Verschwinden der einheimischen Hummelart *Bombus dahlbombii* Guérin-Ménéville hergestellt werden (Schmid-Hempel et al. 2014). Ausgehend von Honigbienenvölkern (*Apis mellifera* L.) können Viren (z.B. *Deformed wing virus*, DWV) und andere Pathogene (z.B. *Nosema* spp.) auf zahlreiche Wildbienenarten übertragen werden (Fürst et al. 2014; Manley et al. 2015; Tehel et al. 2016; McMahon et al. 2018). Neben den Folgen der Intensivierung der Landwirtschaft stellt vermutlich die Übertragung und Prävalenz von Krankheitserregern eine weitere wesentliche Ursache der aktuellen Verluste von Wild- und Honigbienen dar, wobei die Übertragungsmechanismen (Piot et al. 2019) und die Wechselwirkungen zwischen unterschiedlichen Faktoren bislang weitgehend ungeklärt sind (Goulson et al. 2015; Grozinger & Flenniken 2019).

Nicht nur Wildbienen, sondern auch domestizierte Honigbienen leiden unter der intensiven Landwirtschaft, die durch Trachtlücken zu einem unzureichenden Nahrungsangebot führen kann (Wintermantel et al. 2019). Außerdem gilt die exotische Milbe *Varroa destructor* Anderson & Trueman als das größte Problem für die Imkerei (Genersch et al. 2010; Nazzi & Le Conte 2016), weil sie u.a. mehrere virale Krankheitserreger überträgt, vor allem DWV (Wilfert et al. 2016), die zu erhöhter Überwinterungsmortalität führen können (Dainat et al. 2012; Natsopoulou et al. 2017). Um diesen negativen Trends bei Honig- und Wildbienen entgegenzuwirken, sind sowohl effiziente Maßnahmen in der Agrarlandschaft notwendig, als auch ein besseres Verständnis wie sich diese auf die Übertragung von Krankheiten auswirken.

Ökolandbau wirkt sich grundsätzlich positiv auf die lokale Biodiversität aus (Tuck et al. 2014) und auch Honigbienen und Wildbienen profitieren von ökologisch bewirtschafteten Feldern (Kennedy et al. 2013; Wintermantel et al. 2019). Ein hoher Anteil von Ökolandbau in der Landschaft hat besonders in blütenarmen Perioden, z.B. nach der Rapsblüte, einen positiven Effekt auf Honigbienenkolonien (Wintermantel et al. 2019). Allerdings ist die Auswirkung von Ökolandbau auf die Biodiversität abhängig von anderen Habitatstrukturen. Zudem hängt die Effektivität von Ökolandbau zur Erhöhung des Artenreichtums von der Feldgröße und somit von den vorhandenen Saumstrukturen ab (Batáry et al. 2017). Dies unterstreicht die Notwendigkeit der Untersuchung verschiedener Kombinationen von Maßnahmen auf Landschaftsebene.

Auch naturnahe Habitate spielen eine wichtige Rolle für Bienen in Agrarlandschaften, wobei sich insbesondere Feldränder und Saumstrukturen positiv auf die Artenvielfalt und Abundanz von Wildbienen und anderen Arten auswirken (Hass et al. 2018; Sirami et al. 2019). Besonders Hecken und Gehölze bieten Nistplätze und wichtige Pollen- und Nektarressourcen für Bienen (Kämper et al. 2016; Castle et al. 2019). Blühflächen, die im Rahmen von Agrarumweltmaßnahmen angelegt werden können, bieten zudem ein reichhaltiges Angebot an Pollen- und Nektarpflanzen, die besonders von Honigbienen und generalistischen Wildbienen genutzt werden, und auch die Artenvielfalt von Bienen positiv beeinflussen können (Haaland et al. 2011; Scheper et al. 2013).

Die meisten Untersuchungen, die positive Effekte von Ökolandbau, naturnahen Habitaten oder Blühflächen auf Wild- und Honigbienen aufzeigen, setzen den Fokus auf nur eine Maßnahme (Scheper et al. 2015; Wintermantel et al. 2019). Da in realen Landschaften stets Kombinationen verschiedener Maßnahmen vorkommen, deren Wirkung zudem von der Landschaftsstruktur moderiert wird, fehlen derzeit Studien, die diese komplexen Wechselwirkungen und ihre Auswirkung auf die Diversität von Bestäubern, ihre trophischen Interaktionen und die Übertragung von Pathogenen zwischen verschiedenen Bestäuberarten untersuchen. Dies ist besonders wichtig, da einige Arten erst durch die Kombination von verschiedenen Maßnahmen und Habitaten in einer Landschaft vorkommen könnten, weil sie beispielsweise Nistplätze in Hecken und Nahrungsressourcen in ökologischen Feldern oder Blühflächen finden. Außerdem können sich die verschiedenen Maßnahmen in ihren Blühperioden ergänzen, gemeinsam ein kontinuierliches Nahrungsangebot in der Landschaft sicherstellen und Trachtlücken schließen (Schellhorn et al. 2015). Außerdem ist es wichtig zusätzlich zur Artenvielfalt, auch die Populationsgrößen von Bestäubern zu untersuchen. Alle oben genannten Maßnahmen wirken sich positiv auf die Abundanz und den Artenreichtum von Bienen aus, die Auswirkungen auf

die Verbreitung und Übertragungswege von Krankheitserregern ist allerdings bisher nur sehr wenig erforscht. Maßnahmen zur Bekämpfung von Pathogenen, v.a. Varroamilben und DWV, können nicht nur die Gesundheit der Honigbienen verbessern, sondern auch die Gesundheit von Hummeln und anderen Wildbienen (McMahon et al. 2018), da DWV (und andere Krankheitserreger von Honigbienen wie das Microsporidium *Nosema ceranae*) auf Wildbienen übertragen werden (Tehel et al. 2016; Müller et al. 2019). Das vermehrte Vorkommen von *V. destructor* in Honigbienenpopulationen führt zur Übertragung von DWV auf Hummeln (Manley et al. 2019). Zudem gibt es einen anhaltenden viralen Austausch zwischen Honigbienen und Hummeln (Fürst et al. 2014), wobei die Übertragung wahrscheinlich durch die gemeinsame Nutzung von Blüten erfolgt (McArt et al. 2014; Alger et al. 2019). Wir wissen jedoch nicht, wie die Blühressourcendichte die Übertragung von DWV und anderen Pathogenen zwischen Honigbienen und Wildbienenarten beeinflussen. Blühflächen (und eine hohe Blütenverfügbarkeit im Allgemeinen) können die Übertragung von Pathogenen steigern, da viele Bienen von dem reichhaltigen Blütenangebot angezogen werden (Piot et al. 2019). Alternativ könnte ein erweitertes Blütenangebot die Transmission durch Verdünnungseffekte verringern (Figueroa et al. 2020; Graystock et al. 2020) und gleichzeitig die Größe der Bienenpopulation und die Toleranz gegenüber Krankheitserregern erhöhen (Piot et al. 2019). Die Auswirkungen von Blühflächen können zudem durch die Zusammensetzung der Landschaft moderiert werden (Piot et al. 2019; Figueroa et al. 2020). Bislang ist der Einfluss der Landschaftszusammensetzung und der Blühressourcen auf die Übertragung und Prävalenz von Pathogenen nur wenig untersucht. Nur unter Berücksichtigung multipler Landschaftsfaktoren und ihrer Wechselwirkungen können die Übertragungsmechanismen von Krankheitserregern in Agrarlandschaften untersucht und ihre Auswirkungen auf die Gesundheit (d.h. Diversität und Populationsentwicklung) von Wild- und Honigbienen vorhergesagt werden.

Zusätzlich zu Landschaftsfaktoren können sich auch hohe Honigbierendichten, die durch imkerliche Betriebsweisen (z.B. Wanderungen) entstehen, negativ auf die Gesundheit von Wild- und Honigbienen auswirken. Ursachen dafür können die erhöhte Konkurrenz um Ressourcen, Veränderungen von Pflanze-Bestäuber-Interaktionen (González-Varo & Vilà 2017) sowie die vermehrte Übertragung von Parasiten (Fürst et al. 2014) sein. Die Auswirkungen von hohen Honigbierendichten auf Wildbienen in verschiedenen strukturierten Landschaften, z.B. mit höherem Anteil von Ökolandbau oder Blühflächen ist jedoch bisher nicht erforscht worden.

3. Material und Methoden

3.1 Experimentelles Design (AP 1)

3.1.1 Auswahl der Untersuchungslandschaften entlang der Landschaftsgradienten (AP 1.1)

Im Frühjahr 2021 wurden 32 Untersuchungslandschaften in den Landkreisen Göttingen, Northeim und Goslar (Niedersachsen) sowie im Werra-Meißner Kreis (Hessen) ausgewählt. Die Auswahl der Landschaften erfolgte entlang von drei unabhängigen Gradienten (Anteil von Ökolandbau, Anteil naturnaher Habitate sowie die Fläche (ha) von einjährigen Blühflächen (Abbildung 1). Für die Analysen der Bienengesundheit (3.4) und Populationsdichten Hummel (3.5) haben wir eine repräsentative Teilmenge der Untersuchungslandschaften ausgewählt (16 Landschaften), die ebenfalls die drei unabhängigen Gradienten repräsentiert (Abbildung 1).

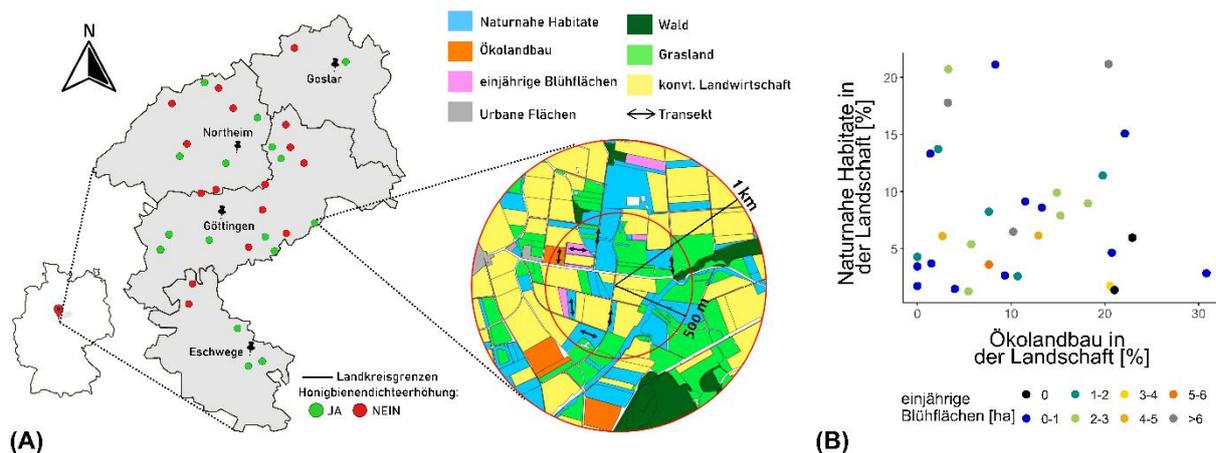


Abbildung 1 (A) Lage und Zusammensetzung der 32 Untersuchungslandschaften in vier Landkreisen Südniedersachsens und Nordhessens (Deutschland). Die Landschaften wurden entlang dreier ökologischer Gradienten ausgewählt: Flächenanteil (%) von Ökolandbau, Anteil naturnaher Habitate sowie Fläche einjähriger Blühflächen (ha), jeweils innerhalb eines Landschaftsausschnitts mit 1000 m Radius (B). Jeder Punkt repräsentiert eine Untersuchungslandschaft. In (A) ist eine exemplarische Untersuchungslandschaft dargestellt. Der äußere Kreis zeigt den gesamten Landschaftsausschnitt (1000 m Radius), während der innere Kreis den zentralen Bereich (500 m Radius) markiert. Im zentralen Bereich wurden Bestäuber mit sieben standardisierten Transekten erfasst, die jeweils in einem der drei Habitate (Ökolandbau, naturnahe Habitate und einjährige Blühflächen) lagen.

3.1.2 Experimentelle Erhöhung der Honigbienendichten (AP 1.2)

In den Jahren 2021 und 2022 wurden im Zentrum aller 32 Untersuchungslandschaften vier experimentelle Honigbienenjungvölker aufgestellt. An diesen vier Versuchsvölkern wurden die Erfassungen zur Volksentwicklung und des Gesundheitszustands durchgeführt (3.3.2). Für die experimentelle Erhöhung der Honigbienendichten wurden 2022 16 repräsentative Untersuchungslandschaften ausgewählt, die eine Teilmenge der drei unabhängigen Gradienten

abbildeten (Anteile von Ökolandbau und naturnahe Habitats (%), Fläche von einjährigen Blühflächen (ha); Abbildung 1). In diesen 16 Landschaften wurden je 80 weitere Honigbienenjungvölker aufgestellt (Abbildung 2).



Abbildung 2. 84 Honigbienenjungvölker an exemplarisch ausgewählten den Standorten in drei Landschaften mit experimenteller Dichteerhöhung.

3.2 Erfassung der Bestäubergemeinschaften und Quantifizierung des Blütenangebots (AP 2)

3.2.1 Transektbegehungen (AP 2.1)

In den Jahren 2021 bis 2023 wurden in allen 32 Untersuchungslandschaften standardisierte Transektbegehungen zur Erfassung von Wildbienen durchgeführt. Die Begehungen erfolgten in ökologisch bewirtschafteten Feldern, einjährigen Blühflächen und naturnahen, blütenreichen Habitats. Pro Landschaft wurden sieben feste Transekte im zentralen 500 m Radius angelegt und in drei Durchgängen zwischen Mai und August begangen (insgesamt 2016 Transekte in drei Jahren). Jede Transektfläche umfasste 200 m² (z. B. 200 m × 1 m oder 100 m × 2 m). Die Erhebungen fanden bei günstigen Wetterbedingungen zwischen 9:00 und 18:00 Uhr statt.

Die Auswirkungen kombinierter Blühressourcen (Agrarumweltmaßnahmen) auf die Abundanz und den Artenreichtum von Wildbienen auf Landschaftsebene wurden basierend auf den Daten aus dem ersten Projektjahr (2021) vollständig analysiert. Dabei haben wir einen innovativen Ansatz entwickelt, um die Bienendichten auf Landschaftsebene, d.h. für 1 km², zu extrapolieren (Czechofsky et al. 2024).

3.2.2 Quantifizierung des Blütenangebots (AP 2.2)

Zur Quantifizierung des Blütenangebots wurden nach jeder Transektbegehung alle blühenden Pflanzenarten auf Artniveau bestimmt und der Blütendeckungsgrad (Flächenanteil offener Blüten in %) für jede Transektfläche und jeden Durchgang geschätzt, um die räumliche und zeitliche Variabilität der Blühressourcen zu erfassen.

Um die Ressourcennutzung von Honigbienen zu bestimmen, wurde im August 2021 Pollen an den Honigbienenvölkern in 19 Landschaften gesammelt. Im Rahmen einer Masterarbeit an der Hochschule Mittweida wurden die gesammelten Pollenpflanzen mittels ITS- und rbcL-Metabarcoding sowie der Nanoporesequenzierung auf Gattungs- und Artebene bestimmt.

3.3 Populationsentwicklung von solitären Wildbienen, Hummeln und Honigbienen und Bienengesundheit (AP 3)

3.3.1 Populationsgröße solitärer Wildbienen und Wespen in Nisthilfen (AP 3.1)

Stengelnistende Bienen, Wespen und ihre natürlichen Gegenspieler können mit Nisthilfen standardisiert erfasst werden (Westphal et al. 2008). Um die Wechselwirkungen zwischen den Landschaftsfaktoren (Anteile Ökolandbau, naturnahe Habitate und Blühflächen) auf die Populationsentwicklung von Wildbienen und ihren Gegenspielern zu untersuchen, wurden 192 Nisthilfen in allen 32 Landschaften installiert. Eine Nisthilfe bestand aus zwei mit Schilfhalmen gefüllten PVC-Rohren, die auf Holzpfählen zentral im Untersuchungsgebiet angebracht wurden (Abbildung 3). Die Nester wurden im Frühjahr 2022 aufgestellt und im Herbst eingesammelt und anschließend bei 4 °C gelagert. Die belegten Halme wurden geöffnet und parasitierte und abgestorbene Brutzellen sowie die Wirtsarten erfasst. Nach der Überwinterung erfolgt der Schlupf der Bienen, Wespen und ihrer Gegenspieler bei Raumtemperatur. Die geschlüpften Individuen wurden auf Artniveau bestimmt.



Abbildung 3. Nisthilfen in den unterschiedlichen Landschaften. Anfang der Feldsaison 2022 wurden drei Holzpflocke mit je zwei Nisthilfen im Zentrum der Landschaften aufgestellt.

3.3.2 Populationsentwicklung und Gesundheit von Hummelvölkern (AP 3.2 und AP 4.2)

In allen 32 Landschaften wurden im Jahr 2021 und 2022 jeweils zwei Erdhummelvölker (*Bombus terrestris*) etabliert und in regelmäßigen Abständen ihre Entwicklung erfasst. Um die Prävalenz von Pathogenen zu bestimmen, wurden im Juli 2021 Sammelproben von *B. terrestris* (fünf Individuen pro Probe) aus zwei Versuchsnestern pro Standort entnommen. Die RNA wurde pro Sammelprobe extrahiert, cDNA synthetisiert und in einem qPCR-Screening auf Pathogene untersucht: Deformed Wing Virus Typ A (DWV-A), Deformed Wing Virus Typ B (DWV-B), Black Queen Cell Virus (BQCV), Sacbrood Virus (SBV), Acute Bee Paralysis Virus (ABPV), Slow bee paralysis virus (SBPV), Chronic bee paralysis virus (CBPV), Trypanosomen (*Crithidia* spp., *Lotmaria passim*), Neogregarinen (*Apicystis* spp.), *Nosema ceranae* und *Nosema bombi*.

3.3.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2, und AP 4.3)

In den Jahren 2021 und 2022 wurde in regelmäßigen Abständen die Volksstärke der vier Versuchsvölker (absolute Anzahl der Bienen, Liebefelder Schätzmethode nach Imdorf et al. (1987) und der Varroabefall pro Volk durch den beauftragten Imkereibetrieb (<https://bienenprojekte.de/>) ermittelt. Der natürliche Milbenfall wurde mittels Bodeneinlage

bestimmt, da sich diese Methode sowohl zur Ermittlung des natürlichen als auch des Behandlungsmilbenfalls eignet.

Um die Prävalenz von Pathogenen in den Versuchskolonien von Honigbienen zu untersuchen, wurden im Juli und September 2021 und 2022 zweimal Sammelproben von *A. mellifera* (30 Bienen pro Probe) aus zwei Versuchsvölkern pro Standort entnommen, im Jahr 2021 aus einer Teilmenge von 16 Landschaften und im Jahr 2022 aus allen 32 Landschaften. RNA wurde von den Proben extrahiert, cDNA synthetisiert und in einem qPCR-Screening auf Pathogene untersucht: DWV-A, DWV-B, BQCV, ABPV, CBPV, SBPV, Trypanosomen, Neogregarinen, *N. ceranae* und *N. bombi*.

3.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen (AP 4.1 und AP 4.4)

Um die Prävalenz von Pathogenen und eine mögliche Übertragung an Blüten zu untersuchen, wurden in der Teilmenge der Landschaften (16 Landschaften) im Jahr 2021 und in allen 32 Landschaften in 2022 die folgenden Bestäuber gesammelt: Honigbienen (*Apis mellifera*, zehn Individuen pro Landschaft), Hummeln (*B. lapidarius*, *B. pascuorum*, *B. terrestris*, 20 Individuen pro Landschaft), Solitärbienen (meist *Andrena* spp., *Lasioglossum* spp., zehn Individuen pro Landschaft). Neben den Bienen wurden im Jahr 2021 zehn Blütenproben von drei Blütenpflanzenarten in jeder Landschaft gesammelt, um die Prävalenz von Pathogenen auf Blüten und somit die Möglichkeit der Übertragung zu untersuchen.

Um die Prävalenz von Krankheitserregern in Bienen zu ermitteln, wurden die Proben nach molekularbiologischen Standardtechniken verarbeitet, einschließlich RNA-Extraktion, cDNA-Synthese und PCR sowie Real-Time-PCR (qPCR)-Screening. Zu den erfassten Pathogenen gehören: DWV-A, DWV-B, BQCV, SBV, ABPV, Trypanosomen (*Crithidia* spp., *Lotmaria passim*), Neogregarinen (*Apicystis* spp.), *N. ceranae* und *N. bombi*. Wir haben die Basisreproduktionszahl (die Zahl der potenziellen Fälle, die von einem infizierten Individuum erzeugt werden) für die drei wichtigsten Viren (DWV-B, BQCV, ABPV) für jede Bienenart berechnet, um den Schlüsselwirt für die Virusübertragung zu ermitteln (Fenton et al. 2015).

3.5 Populationsdichten Hummeln (AP 5)

Um die Populationsdichte von Hummeln zu untersuchen, wurden zehn Proben von *B. lapidarius* und zehn Proben von *B. pascuorum* pro Landschaft in Jahren 2021, 2022 und 2023 aus der Untergruppe der selektierten 16 Landschaften gesammelt. Die Proben werden derzeit bearbeitet und zur weiteren Analyse (Sequenzierung des gesamten Genoms)

verschickt. Wir extrahierten genomische DNA aus dem Thorax und dem Abdomen jeder Probe und schickten sie zur Gesamtgenomsequenzierung ein. Die bioinformatische Analyse der Daten war bei Redaktionsschluss noch nicht abgeschlossen und wird fortgesetzt.

4. Ausführliche Darstellung der wichtigsten Ergebnisse

4.1 Experimentelle Erhöhung der Honigbienendichten (AP 1.2, AP 3.3)

Die experimentelle Erhöhung der Honigbienendichten in 16 der 32 Untersuchungslandschaften mit je 80 Jungvölkern wurde erfolgreich durchgeführt. Da in allen Untersuchungslandschaften die Populationsentwicklung von vier Versuchsvölkern erfasst wurde, wurde die mittlere Anzahl der Bienen in diesen vier Völkern ermittelt und für die 84 Völker in den Landschaften mit erhöhter Honigbienendichte extrapoliert (Abbildung 4).

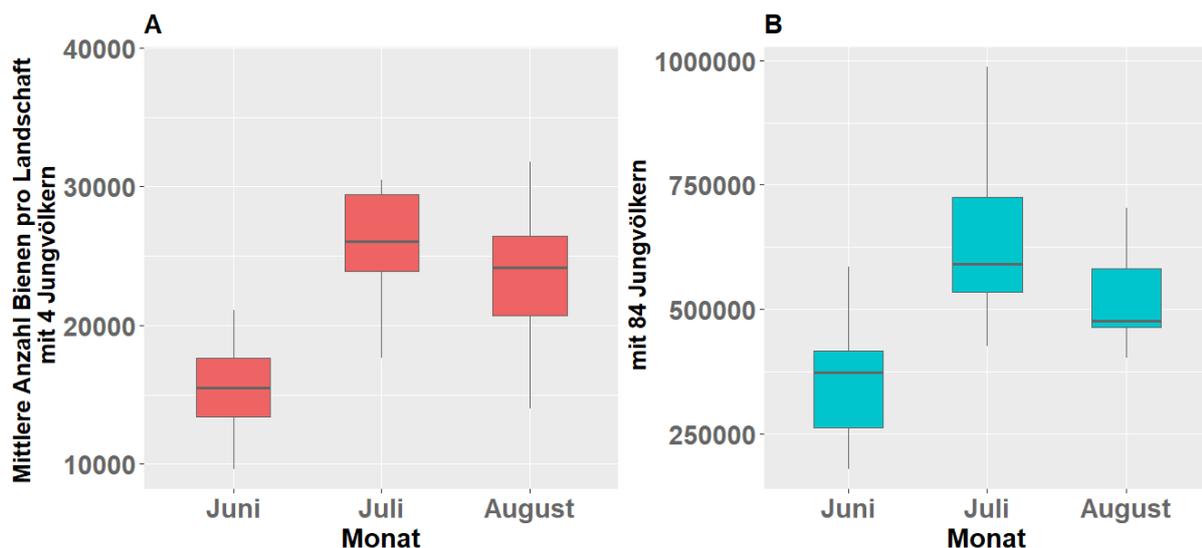


Abbildung 4. Mittlere Anzahl Bienen in den Jungvölkern in Landschaften ohne experimentelle Dichteerhöhung (4 Jungvölker) und in Landschaften mit Dichteerhöhung (84 Jungvölker). (A) Die mittlere Anzahl von Bienen in Landschaften mit 4 Jungvölkern den Monaten Juni, Juli, August 2022. (B) In den Landschaften mit erhöhter Honigbienendichte basieren die Mittelwerte der Anzahl von Bienen auf den erfassten vier Versuchsvölkern, die dann extrapoliert wurden und die geschätzte Anzahl der Bienen für 84 Jungvölker an den Standorten abbilden.

Die mittlere Anzahl von Honigbienen lag im Juli bei 26.742 ± 1.499 (MW \pm SE) Individuen in den Kontrolllandschaften und bei 617.867 ± 40.527 (MW \pm SE) Individuen in den 16 Landschaften, in denen 84 Jungvölker etabliert wurden. Obwohl die mittlere Anzahl der von uns ausgebrachten Honigbienen in den Landschaften mit experimenteller Dichteerhöhung mehr als 20-mal so hoch war, zeigten sich nur geringfügige Unterschiede in den Transektbegehungen.

Nur im zweiten Durchgang (Juni-Juli) konnten wir eine signifikante Erhöhung der Anzahl von Honigbienen in den Transekten erfassen (mittlere Anzahl von Honigbienen in Landschaften mit experimenteller Dichteerhöhung: 5.34 ± 0.98 (MW \pm SE), mittlere Anzahl von Honigbienen in Landschaften ohne experimentelle Dichteerhöhung: 3.46 ± 1.28 (MW \pm SE). Die Honigbienenendichten im 3. Durchgang in den Monaten Juli und August waren sehr variabel mit einer Tendenz zu höheren Dichten in den Landschaften mit 84 Jungvölkern, allerdings war der Unterschied statistisch nicht signifikant (Abbildung 5).

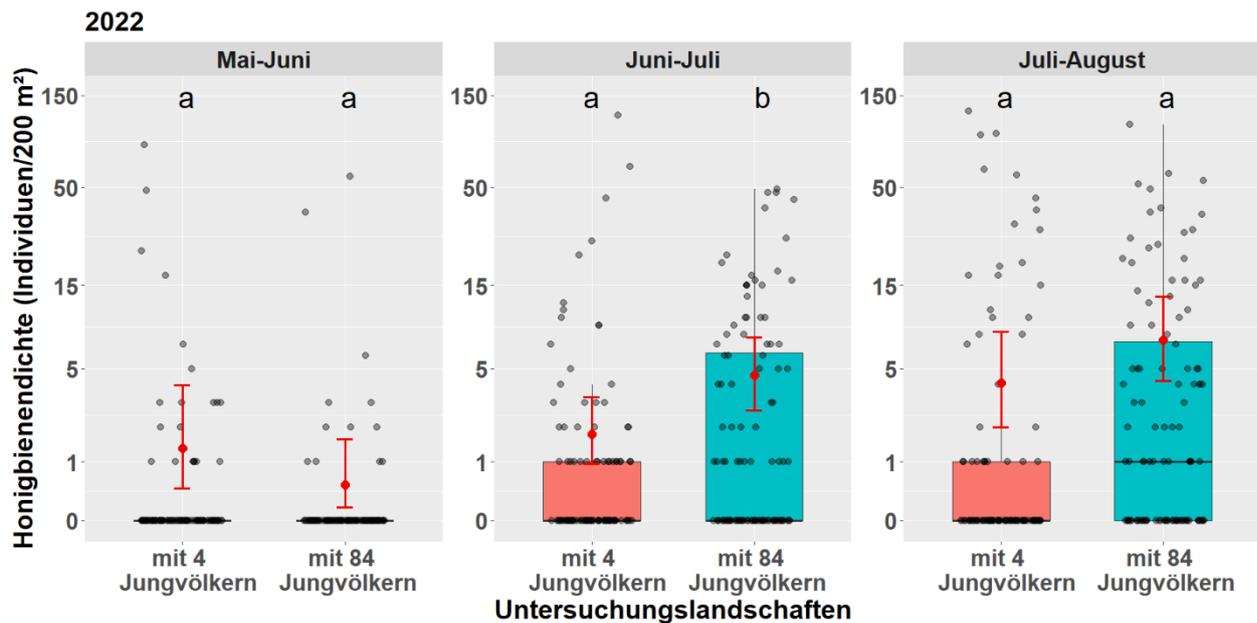


Abbildung 5. Vergleich der Honigbienenendichten pro 200 m² Transektfläche aufgeteilt nach Landschaften, in denen die Honigbienenendichte erhöht bzw. nicht erhöht wurde und aufgeteilt in die drei Erfassungsdurchgänge (Mai-Juni, Juni-Juli, Juli-August). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede. Die Y-Achsen sind zur einfacheren Darstellung log-transformiert.

4.2 Bestäubergemeinschaften und Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen (AP 2)

4.2.1 Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen (AP 2.1, AP 2.2)

Insgesamt wurden in allen drei Jahren (2021 bis 2023) 19.666 Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen erfasst. Davon waren 8.274 Interaktionen zwischen Honigbienen und verschiedenen Pflanzenarten. Es wurden insgesamt 113 verschiedene Wildbienenarten erfasst, wovon *Bombus lapidarius* (3471 Interaktionen), *Bombus terrestris* agg. (3157 Interaktionen) und *Bombus pascuorum* (2189 Interaktionen) am häufigsten erfasst wurden. Die häufigste Wildbienenart, die nicht zu den Hummeln gehört, war *Andrena flavipes* mit 377 Interaktionen. 31 Wildbienenarten wurden nur ein Mal innerhalb der drei Jahre erfasst (u.a. *Hylaeus sinuatus*, *Nomada fucata*, *Lasioglossum fulvicorne*).

4.2.2 Interagierende Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf Landschaftsebene (AP 2.1)

Basierend auf den Daten aus den Transektbegehungen haben wir die Abundanz (Individuendichte) und Artenvielfalt der Wildbienen und Hummeln getrennt voneinander auf die Landschaftsebene extrapoliert (Czechofsky et al. 2024) und untersucht, welche wechselseitigen Einflüsse verschiedene Agrarumweltmaßnahmen (Ökolandbau, einjährige Blühflächen) und die Flächenanteile naturnaher Habitats auf die Abundanz und Artenvielfalt von Bienen in der Agrarlandschaft haben. Der Fokus lag dabei auf der Fragestellung, ob mehrere kombinierte Agrarumweltmaßnahmen in der Landschaft effizienter für die Förderung von Wildbienen sind als einzelne Maßnahmen (synergistischer Effekt), sich gegenseitig in ihrer Wirksamkeit abschwächen (antagonistischer Effekt) oder nicht voneinander abhängen und sich einfach addieren (additiver Effekt).

Auswirkungen kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf Wildbienen (ohne Hummeln)

Die Dichte der Wildbienen (ohne Hummeln) nahm mit dem Flächenanteil des Ökolandbaus zu, dieser Effekt wurde aber nur in Landschaften mit einer geringen Fläche an einjährigen Blühflächen beobachtet (Abbildung 6A). Es handelt sich also um einen antagonistischen Effekt, bei dem die Kombination zweier Maßnahmen nicht zu einer proportionalen Steigerung der positiven Auswirkungen führt, wie bei einem additiven Effekt. Darüber hinaus fanden wir eine überproportionale Zunahme der Wildbienenendichten (ohne Hummeln), mit steigenden Flächenanteilen des Ökolandbaus und der Anteile naturnaher Habitats (synergistischer Effekt). Die Dichte der Wildbienen (ohne Hummeln) nahm mit den Flächenanteilen des Ökolandbaus in Landschaften mit einem höheren Flächenanteil an naturnahen Habitats deutlich stärker zu als in Landschaften mit geringen Flächenanteilen naturnaher Habitats (Abbildung 6B). Beide Habitattypen, Ökolandbau und naturnahe Habitats, ergänzen sich also in ihrer Wirkung, dieses Zusammenspiel erzielt dann einen synergistischen Effekt auf die Wildbienengemeinschaften. Darüber hinaus wurde ein weiterer signifikanter antagonistischer Effekt zwischen einjährigen Blühflächen und naturnahen Habitats, festgestellt. Die Dichte der Wildbienen stieg mit der Fläche der einjährigen Blühflächen, dieser Effekt wurde aber nur in Landschaften mit einem geringen Anteil an naturnahen Habitats beobachtet (Abbildung 6C).

Auswirkungen kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf Hummeln

Wie bei den Wildbienenendichten fanden wir auch einen antagonistischen Effekt zwischen Ökolandbau und einjährigen Blühflächen auf die Dichten der Hummeln (*Bombus* Arten) auf Landschaftsebene. Die Hummeldichten nahmen in Landschaften mit einem hohen

Flächenanteil an Ökolandbau zu, insbesondere wenn nur wenige einjährige Blühflächen in den Landschaften vorkamen (Abbildung 6D). Im Gegensatz zu den Wildbienen (ohne Hummeln) gab es einen additiven Effekt zwischen dem Ökolandbau und naturnahen Habitaten. Die Hummeldichte nahm mit steigendem Flächenanteil an Ökolandbau gleichermaßen in Landschaften mit hohem wie auch mit niedrigen Flächenanteilen an naturnahen Habitaten zu. Da die Hummeldichte generell in Landschaften mit hohem Anteil an naturnahen Habitaten höher war, zeigte sich hier ein additiver Effekt (Abbildung 6E). Darüber hinaus fanden wir einen weiteren antagonistischen Effekt auf die Hummeldichten für die Kombination einjähriger Blühflächen mit naturnahen Habitaten. Mit zunehmenden einjährigen Blühflächen nahmen die Hummeldichten zu, allerdings nur wenn der Flächenanteil der naturnahen Habitate in den Landschaften niedrig war. Bei hohen Flächenanteilen an naturnahen Habitaten erzielten mehr Blühflächen keine zusätzliche Wirkung (Abbildung 6F).

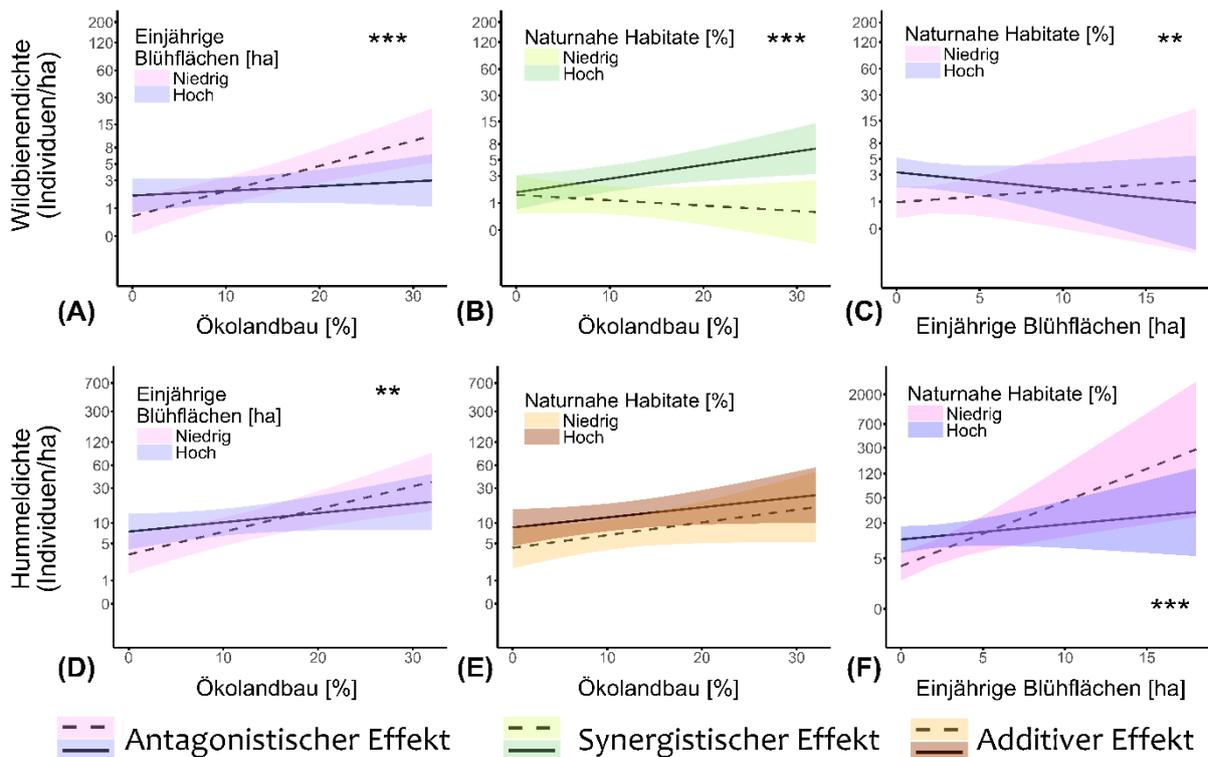


Abbildung 6. Zusammenspiel kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf die landschaftsweiten Bienendichten (Individuen pro ha). Antagonistischer Effekt der Flächenanteile des Ökolandbaus (%) und der einjährigen Blühflächen (ha) auf (A) die Wildbienenendichten (ohne Hummeln) und (D) die Hummeldichten. Kombinierte Effekte der Flächenanteile des Ökolandbaus und der naturnahen Habitats auf (B) die Dichte von Wildbienen (synergistischer Effekt) und (E) die Hummeldichten (additiver Effekt). Auswirkungen der einjährigen Blühflächen und der Flächenanteile der naturnahen Habitats auf (C) die Wildbienenendichten und auf (F) die Hummeldichten (antagonistischer Effekte). Sterne kennzeichnen das Signifikanzniveau für die interaktiven Effekte (** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$). Die Y-Achsen sind zur einfacheren Darstellung log-transformiert. (Einjährige Blühflächen [ha]: niedrig: 1. Quartil=0,53, hoch: 3. Quartil=2,69; naturnahe Habitats [%]: niedrig: 1. Quartil=3,29, hoch: 3. Quartil = 10,28). Verändert nach: Czechofsky et al. (2024)

Auswirkungen kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf den Artenreichtum der Wildbienen

In Übereinstimmung mit den Dichtemustern, die sowohl für Wildbienen (ohne Hummeln) als auch für Hummeln auf Landschaftsebene beobachtet wurden, nahm der Artenreichtum von Wildbienen (alle inklusive der Hummeln) auf Landschaftsebene mit höheren Flächenanteilen des Ökolandbaus zu, jedoch nur, wenn es nur wenige einjährige Blühflächen innerhalb der Landschaften gab (antagonistischer Effekt; Abbildung 7A). Es gab weder einen interaktiven Effekt zwischen dem Ökolandbau und naturnahen Habitaten (Abbildung 7B) noch zwischen einjährigen Blühflächen und naturnahen Habitaten auf den Artenreichtum von allen Wildbienen auf Landschaftsebene (Abbildung 7C).

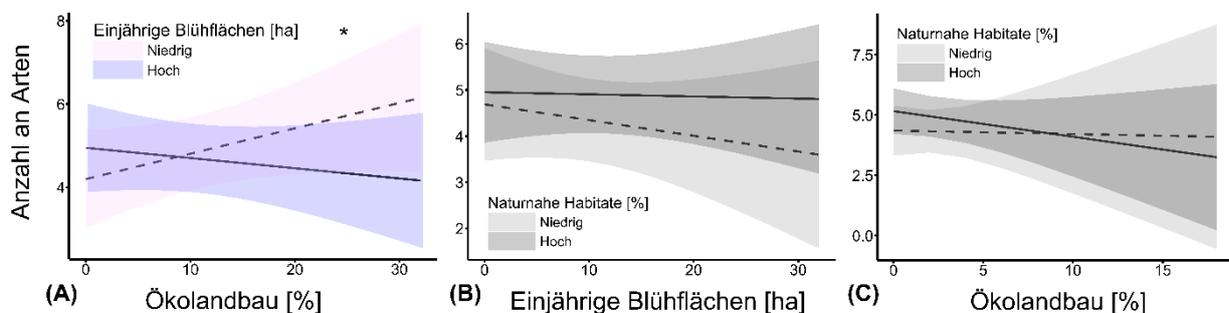


Abbildung 7. Zusammenspiel kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf den landschaftsweiten Artenreichtum von Wildbienen (Artenzahl aller Wildbienen inklusive Hummeln). (A) Antagonistischer Effekt zwischen dem Anteil des Ökolandbaus [%] und der einjährigen Blühflächen [ha], der Artenreichtum steigt mit den Flächenanteilen des Ökolandbaus nur in Landschaften mit wenig Blühflächen. Keine signifikante Interaktion zwischen den Kombinationen (B) Ökolandbau und naturnahen Habitaten sowie (C) den einjährigen Blühflächen und naturnahen Habitaten. Der Stern zeigt das Signifikanzniveau an (*p liegt zwischen 0,01-0,05). (Einjährige Blühflächen: niedrig: 1. Quartil=0,53 [ha], hoch: 3. Quartil=2,69 [ha]). Verändert nach: Czechofsky et al. (2024)

4.2.3 Auswirkungen erhöhter Honigbienenendichten und kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf den Artenreichtum und Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen (AP 1.2, AP 2)

Auswirkungen der Honigbienenendichte auf den Artenreichtum von Wildbienen

Der Artenreichtum der Wildbienen (alle Arten inklusive Hummeln) stieg signifikant mit zunehmenden Flächenanteilen der naturnahen Habitats. Wenn allerdings die Honigbienenendichte in den Transektflächen gering war, stieg der Artenreichtum der Wildbienen stärker mit den Flächenanteilen der naturnahen Habitats (Abbildung 8).

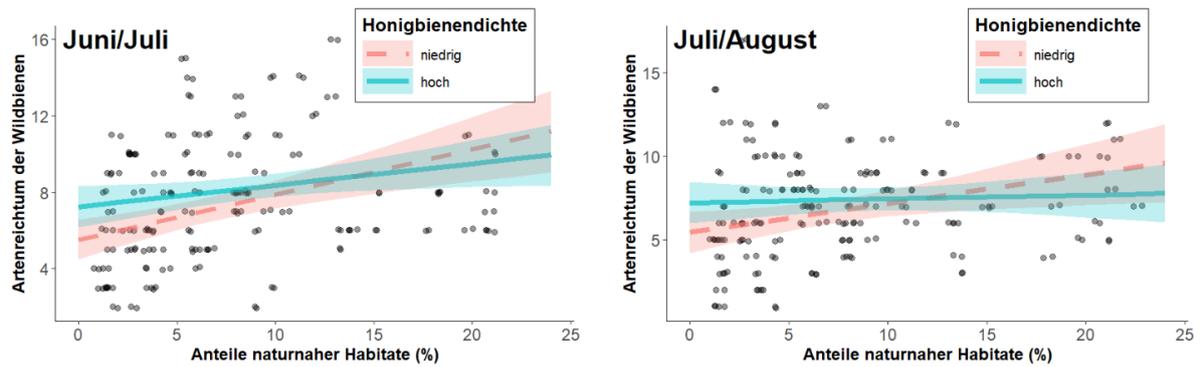


Abbildung 8. Die Anzahl der Wildbienenarten (Artenreichtum) steigt mit den Flächenanteilen naturnaher Habitats in den Monaten Juni/Juli und Juli/August. Prognostizierte Mittelwerte, 95% Konfidenzintervalle aus den Landschaften mit hoher Honigbienenendichte sind in blau und aus den Landschaften mit niedriger Honigbienenabundanz in rot dargestellt. Rohdaten sind in grau dargestellt. (Honigbienenendichte in den Transektflächen im Juni/Juli: niedrig: 1. Quartil=7.75, hoch: 3. Quartil=48.25; Honigbienenendichte im Juli/August: niedrig: 1.Quartil=11.75, hoch: 3.Quartil=75.25)

Außerdem fanden wir auch einen signifikant positiven Effekt der Flächenanteile der naturnahen Habitats in den Landschaften auf die Honigbienenendichten in den Transektflächen (Abbildung 9). Ein steigender prozentualer Anteil an Ökolandbau sowie eine größere Fläche von einjährigen Blühflächen in den Landschaften hatten keinen signifikanten Effekt auf die Honigbienenendichte und auf den Artenreichtum der Wildbienen.

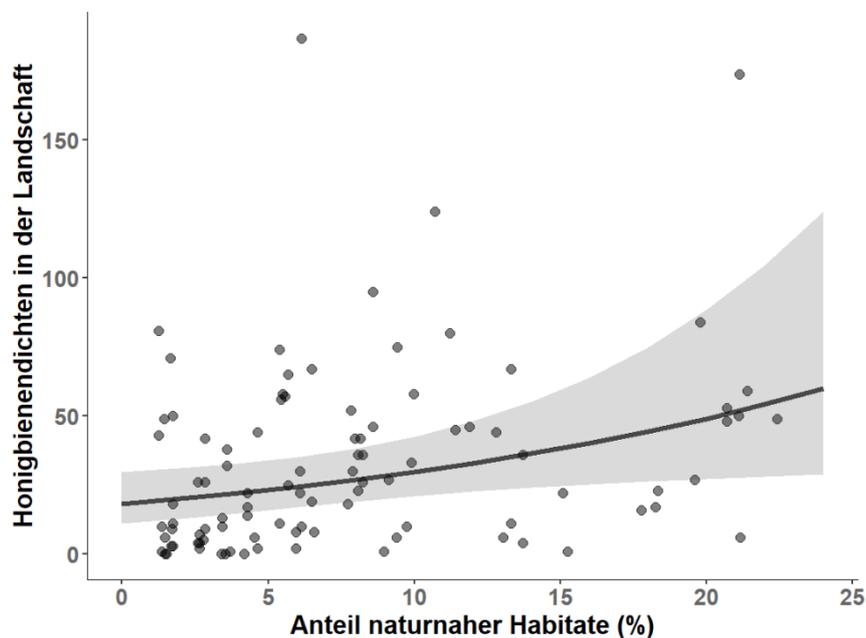


Abbildung 9. Steigende, auf Landschaftsebene extrapolierte Honigbienenendichten mit zunehmenden Flächenanteilen der naturnahen Habitats in den Monaten mit der höchsten Honigbienenendichte (Juni/Juli in den Jahren 2021 bis 2023). Dargestellt ist die Summe der Individuen/200 m² aus den 7 Transektflächen pro Untersuchungslandschaft. Prognostizierte Mittelwerte, 95% Konfidenzintervalle und Rohdaten sind in grau dargestellt.

Einfluss von Agrarumweltmaßnahmen und Honigbienen auf Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen

Erste rein deskriptive Darstellungen der zusammengefassten Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen aus den Jahren 2021, 2022 und 2023 zeigen Unterschiede zwischen vier exemplarisch ausgewählten Landschaften mit niedrigen und hohen Flächenanteilen an Ökolandbau in Kombination mit hohen oder niedrigen Honigbiendichten (Abbildung 10). Die Netzwerkanalysen waren bei Redaktionsschluss noch nicht abgeschlossen. Die Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf wichtige Netzwerkindizes (u.a. Spezialisierung und Modularität) werden noch weiter untersucht (Tylianakis & Morris 2017). Zudem werden auch die Zusammenhänge zwischen Netzwerkindizes und der Prävalenz von Pathogenen analysiert.

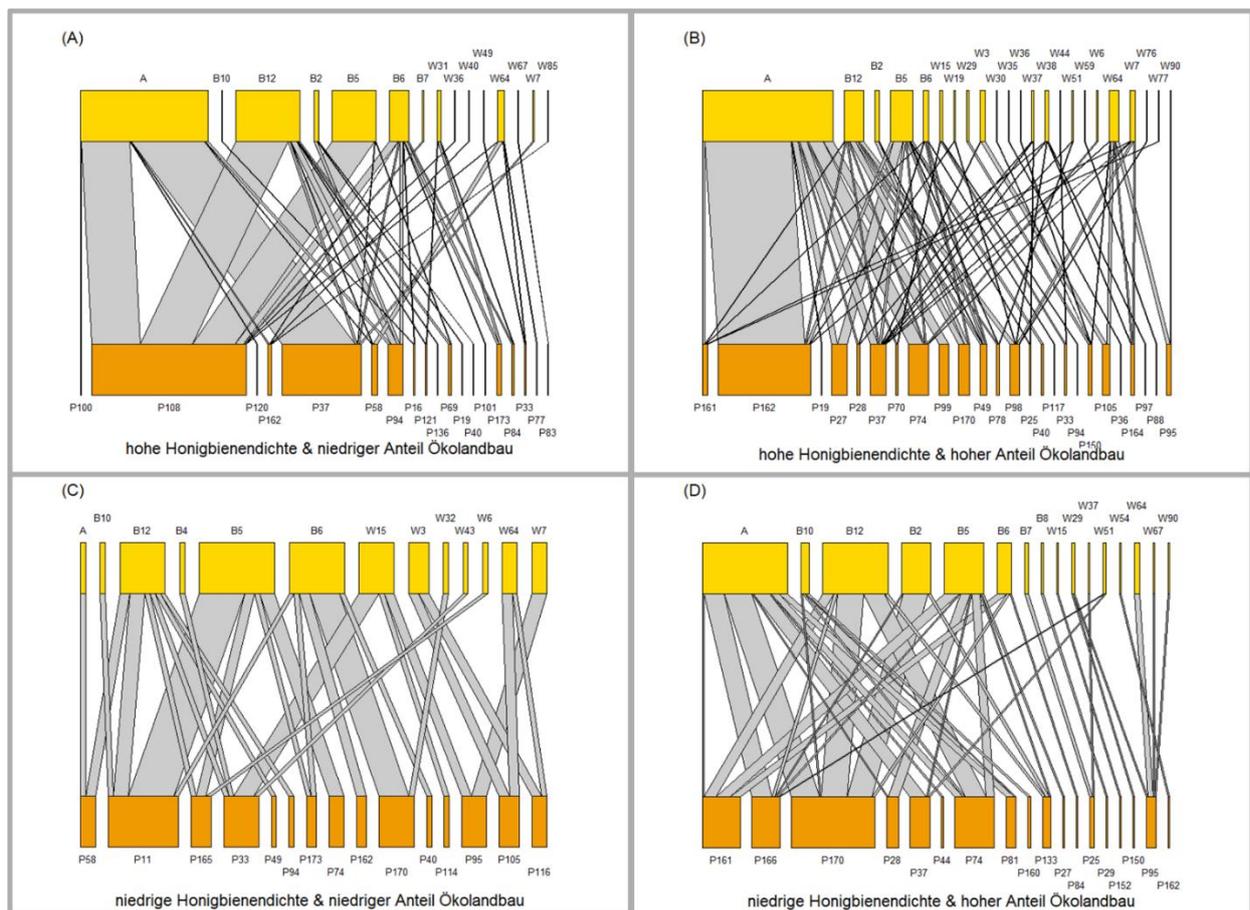


Abbildung 10. Exemplarische Darstellung der Pflanzen-Bestäuber-Netzwerke aus vier ausgewählten, kontrastierten Untersuchungslandschaften. Gezeigt sind Interaktionen zwischen Pflanzen und Bienen aus Landschaften mit (A) hoher Honigbiendichte und einem niedrigen Anteil an Ökolandbau, mit (B) hoher Honigbiendichte und einem hohen Anteil an Ökolandbau sowie (C) mit niedrigen Honigbiendichten und einem niedrigen Anteil an Ökolandbau und (D) mit niedrigen Honigbiendichten und einem hohen Anteil an Ökolandbau. In den gezeigten Netzwerken steht A für *Apis mellifera* (Honigbiene), B für verschiedene Hummelarten (*Bombus* spp.) und W für andere Wildbienenarten. P bezeichnet die besuchten Pflanzenarten (mittlerer Anteil Ökolandbau: niedrig: <5.55 %, hoch: >20.09 %; Honigbiendichte: niedrig: <53 Individuen, hoch: >178).

Um mögliche Nahrungskonkurrenz zwischen Honigbienen und Wildbienen zu analysieren, haben wir basierend auf den Pflanze-Bestäuber-Netzwerken den Müller Index berechnet (Lázaro et al. 2021). Der Müller Index quantifiziert das Ausmaß der Konkurrenz von Honigbienen und Wildbienenarten um die gleichen Blühressourcen. Dies wird anhand der Überschneidung gemeinsam genutzter Nahrungspflanzen berechnet. Die potentielle Konkurrenz und der Müller Index sind hoch, wenn es eine große Überlappung der gemeinsam genutzten Ressourcen gibt. Erste vorläufige Analysen zeigen, dass es eine signifikant stärkere Überlappung der genutzten Blühpflanzen zwischen Honigbienen und den ebenfalls sozial lebenden Hummeln gab, im Vergleich zur Überlappung zwischen Honigbienen und solitär lebenden Wildbienen (Abbildung 11). Die Analysen der Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen und erhöhter Honigbierendichten auf verschiedene Netzwerkparameter (z.B. Spezialisierung, Modularität) waren bei Redaktionsschluss noch nicht abgeschlossen und werden fortgesetzt. Eine Publikation ist in Planung.

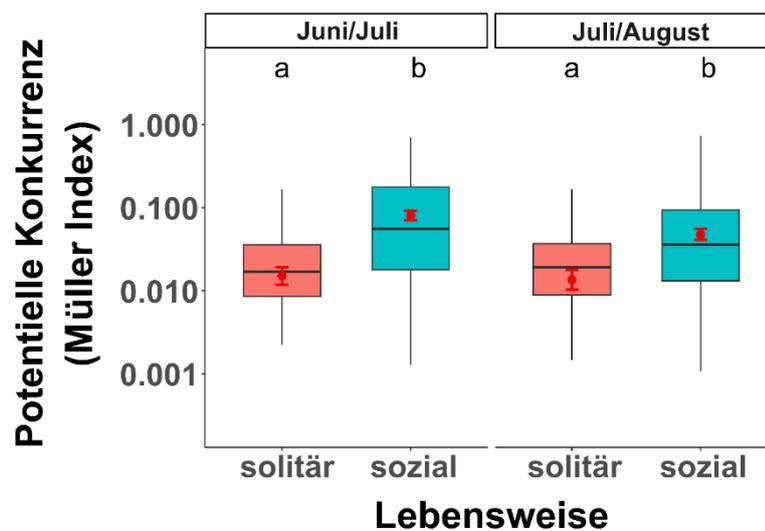


Abbildung 11. Potenzielle Konkurrenz zwischen Honigbienen und sozialen (Hummeln) und anderen solitären Wildbienen. Die Nahrungskonkurrenz ist hoch, wenn es eine große Überlappung bei gemeinsam genutzten Ressourcen gibt. Hummeln nutzen mehr gemeinsame Ressourcen mit Honigbienen als die solitären Wildbienen, was durch einen erhöhten Müller Index gezeigt wird.

4.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2, AP 4.3)

Die vier Versuchsvölker erreichten in beiden Jahren ähnliche maximale Koloniegrößen (absolute Zahl der Bienen; mittlere Koloniegröße im Jahr 2021: 6652 ± 3637 (MW \pm SD), mittlere Koloniegröße im Jahr 2022: 6607 ± 2834 (MW \pm SD), aber der Zeitpunkt des maximalen Wachstums war unterschiedlich - im Jahr 2021 erreichten die Kolonien ihren Höhepunkt im August und im Jahr 2022 im Juli (Abbildung 12). Es gab keinen statistischen

Unterschied zwischen der Koloniegroße der vier Versuchsvölker in Landschaften in denen die Honigbienendichten nicht experimentell erhöht wurden (5063 ± 2603 Bienen pro Volk; $MW \pm SD$) und Landschaften mit 84 Jungvölkern (experimentell erhöhte Honigbienendichte: 5477 ± 2691 Bienen pro Volk; $MW \pm SD$) über die gesamte Saison.

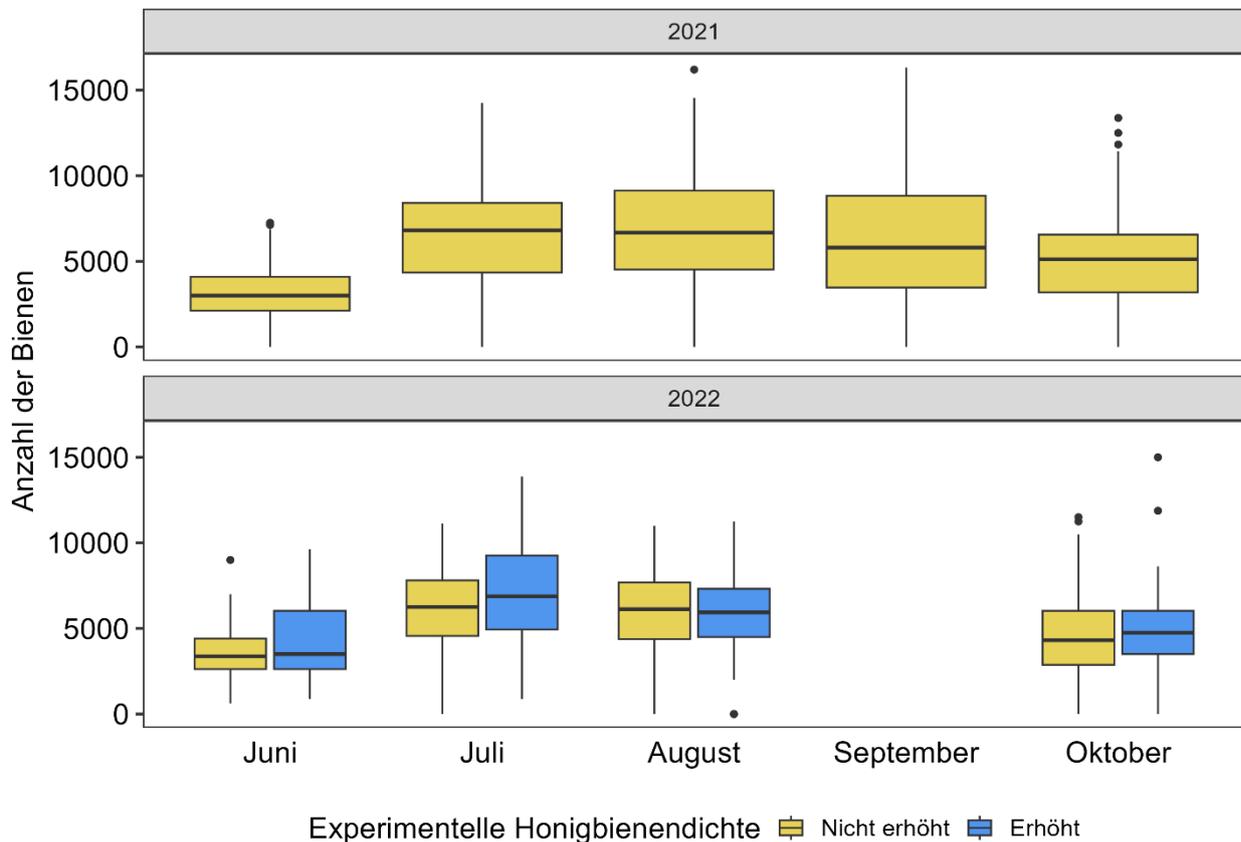


Abbildung 12. Die durchschnittliche absolute Zahl der Bienen in den vier Versuchsvölkern während der Saison 2021 und 2022. Gelb - Bienenvölker in Landschaften ohne Erhöhung der Honigbienendichte (4 experimentelle Jungvölker), blau - Landschaften mit experimentell erhöhter Honigbienendichte (84 Jungvölker).

Der anhand der Bodenbretter berechnete Varroabefall war im Jahr 2021 höher als im Jahr 2022 (Abbildung 13). Zu Beginn der Vegetationsperiode war der Varroabefall gering, stieg aber im August 2021 und bereits im Juli 2022 an und erreichte im September nach der Behandlung der Völker mit Akariziden seinen Höhepunkt (durchschnittlicher maximale Rückgang des Milbenfalls im Jahr 2021: 653 ± 503 Individuen und im Jahr 2022: 112 ± 153 Individuen ($MW \pm SD$)). Es gab keinen statistischen Unterschied zwischen dem Varroabefall in Bienenvölkern in Landschaften mit geringer Honigbienendichte und in Landschaften mit erhöhter experimenteller Honigbienendichte (durchschnittlicher Varroarückgang während der Saison in Landschaften mit geringer Honigbienendichte: $32,2 \pm 77,2$ Individuen, und in Landschaften mit

erhöhter experimenteller Honigbienendichte: $34,5 \pm 97,9$ Individuen (MW \pm SD); Abbildung 13).

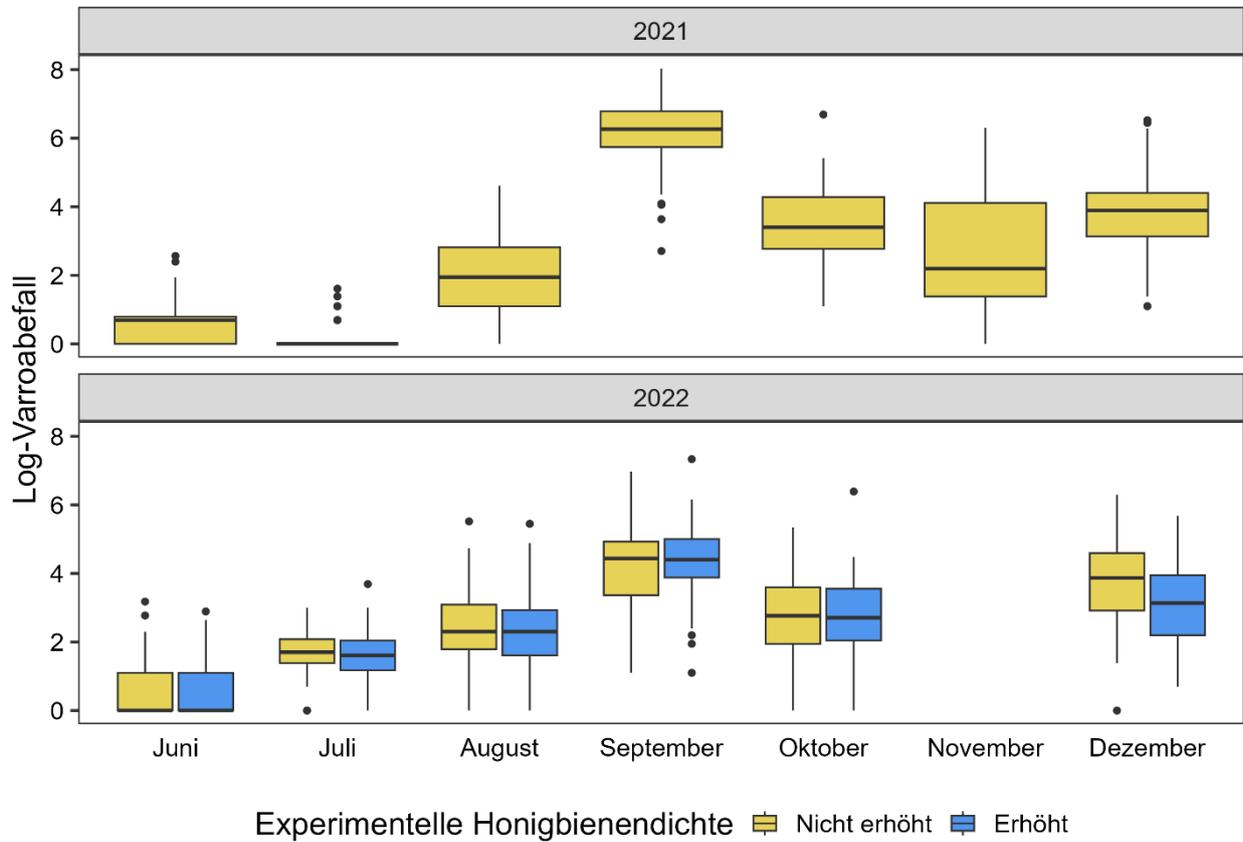


Abbildung 13. Durchschnittlicher Varroabefall (log-transformiert) in den vier Versuchsvölkern von Juni bis Dezember in den Jahren 2021 und 2022.

In allen Versuchsvölkern wurden in beiden Projektjahren dieselben Erreger nachgewiesen. DWV-B kam stets häufig vor. Die Prävalenz der anderen Erreger variierte jedoch von Jahr zu Jahr: BQCV und Trypanosomen traten 2021 häufiger auf, während ABPV, Neogregarinen und *N. ceranae* im Jahr 2022 häufiger vorkamen (Abbildung 14).

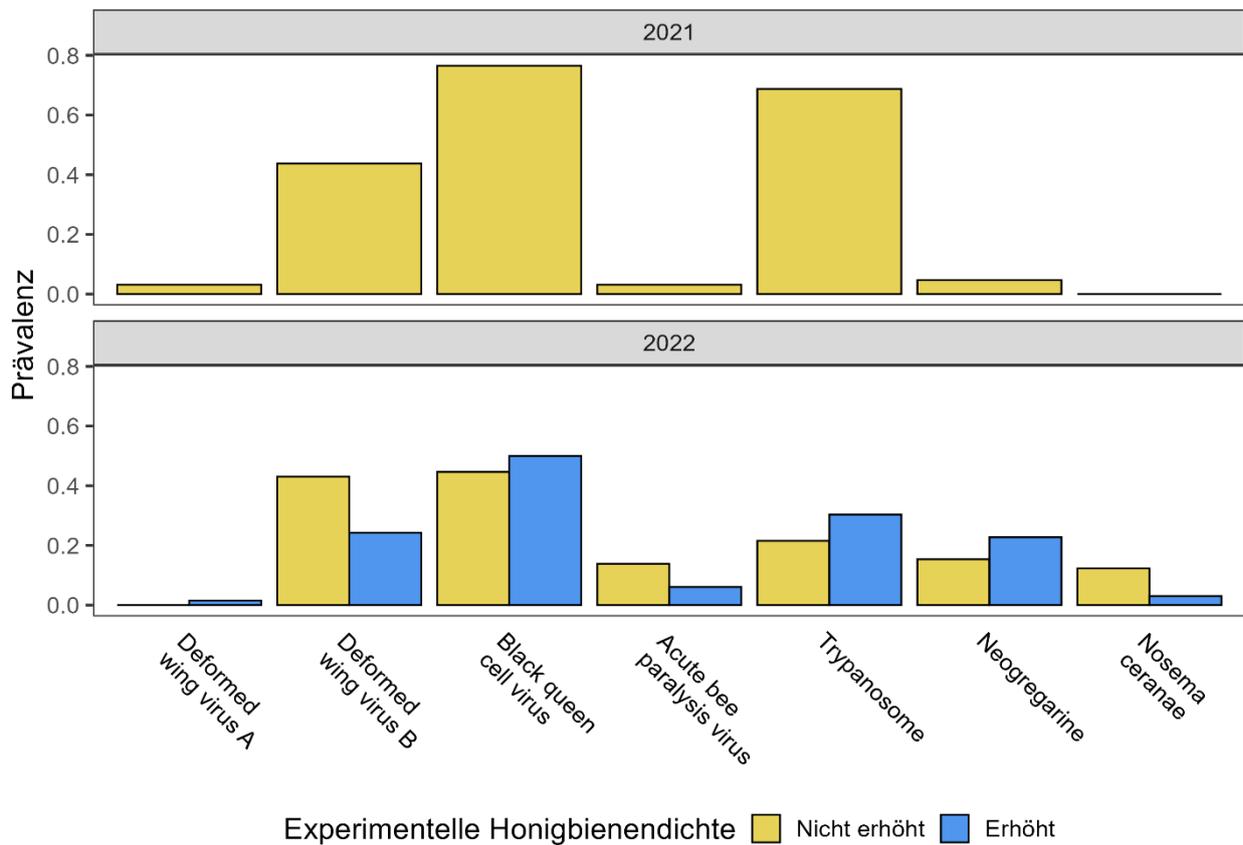


Abbildung 14. Die durchschnittliche Erregerprävalenz für die häufigsten Parasiten in den vier Versuchsvölkern in den Jahren 2021 und 2022.

Die Ergebnisse aus dem Jahr 2021 zeigen einen positiven Zusammenhang zwischen dem Anteil des Ökolandbaus im Umkreis von 2 km um die Bienenvölker und dem Wachstum der Honigbienenvölker (absolute Anzahl der Bienen; Abbildung 15). Zudem fanden wir einen negativen Zusammenhang zwischen dem Anteil des Ökolandbaus und dem Erregerreichtum (Anzahl der Erreger). Wie erwartet stieg der Erregerreichtum in den Versuchsvölkern mit der Anzahl von *V. destructor* und war negativ mit dem Wachstum der Versuchsvölker verbunden. Interessanterweise nahm mit zunehmendem Anteil an einjährigen Blühflächen im Umkreis von 500 m die Anzahl von *V. destructor* ab. Im Gegensatz dazu führte ein zunehmender Anteil an naturnahen Habitaten in einem Radius von 750 m zu einem Anstieg des *V. destructor*-Befalls. Diese Ergebnisse deuten auf eine positive Auswirkung des Ökolandbaus und der einjährigen Blühflächen auf das Koloniewachstum und auf eine negative Auswirkung der naturnahen Habitate auf das Koloniewachstum von Honigbienen hin (Abbildung 15).

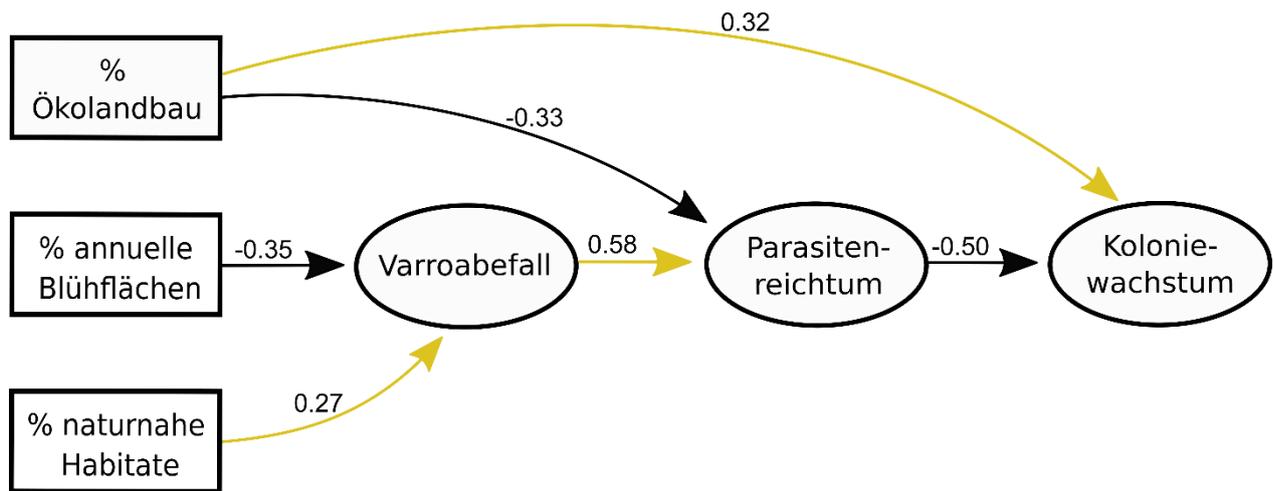


Abbildung 15. Zusammenhänge zwischen kombinierten Agrarumweltmaßnahmen, Varroabefall, Parasitenreichtum und Koloniewachstum. Ergebnisse aus einem Strukturgleichungsmodell: Gelbe Pfeile zeigen eine positive Beziehung an, schwarze Pfeile und negative Vorzeichen zeigen negative Beziehungen. Verändert nach: Pluta et al. (2024)

Im Jahr 2022 konnten wir keinen statistischen Unterschied im Wachstum der Kolonien zwischen denen in Landschaften mit geringer und mit hoher experimenteller Honigbiendichte feststellen. Im Gegensatz zu den Daten aus dem Jahr 2021 fanden wir jedoch im Jahr 2022 eine direkte (statt indirekte, Abbildung 15) negative Beziehung zwischen dem Varroabefall und dem Wachstum der Bienenvölker.

4.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen (AP 4.1, AP 4.4)

4.4.1 Prävalenz von Pathogenen

Die untersuchten Bienenarten (Honigbienen, Hummeln, Wildbienen) wiesen gemeinsame Pathogene auf. Allerdings gab es Unterschiede in der artspezifischen Erregerprävalenz. Honigbienen wiesen die höchste Erregerprävalenz für DWV-A, DWV-B, SBV und BQCV auf, während bei Hummeln (*B. lapidarius*) die höchste Erregerprävalenz für ABPV, Trypanosomen und Neogregarinen festgestellt wurde (Abbildung 16). Auch die höchste Basisreproduktionszahl (R_0) für DWV-B und BQCV wurde bei den Honigbienen und für ABPV bei *B. lapidarius* festgestellt. Basierend auf den artspezifischen Basisreproduktionszahlen haben wir die Honigbiene als Hauptwirt für DWV-B und BQCV und *B. lapidarius* als Hauptwirt für ABPV identifiziert.

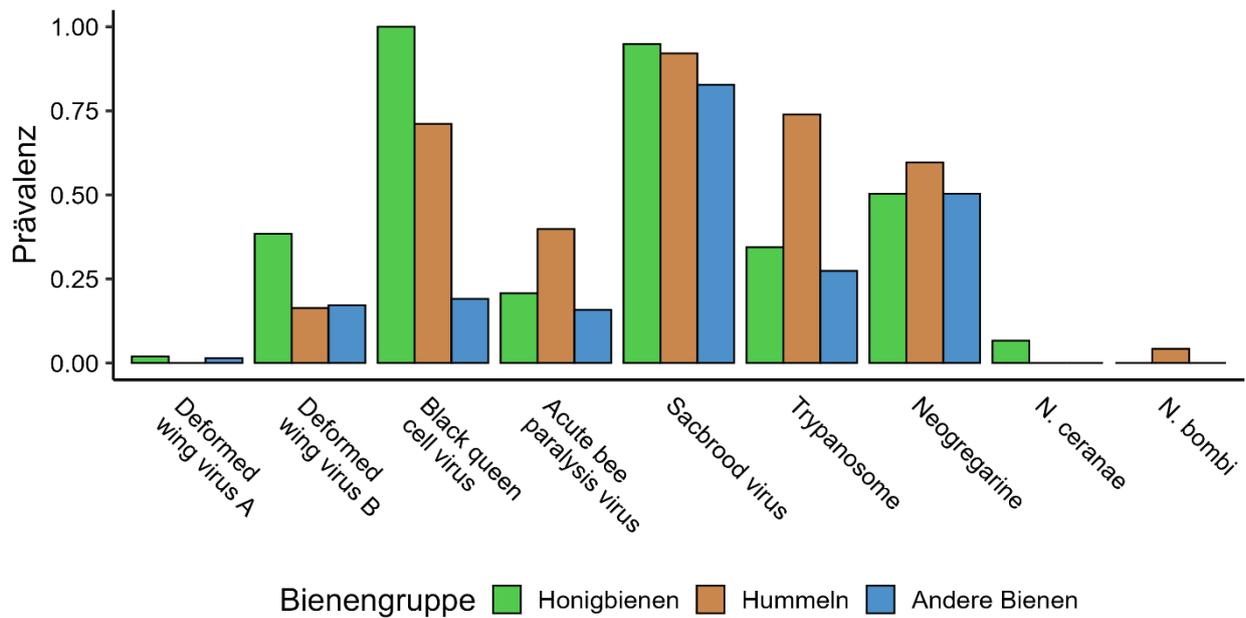


Abbildung 16. Die mittlere Pathogenprävalenz über die beiden Jahre 2021 und 2022 in den drei Artengruppen (Honigbienen, Hummeln, andere Wildbienenarten).

4.4.2 Dichteabhängige Übertragung von Pathogenen (AP 4.4)

Das Übertragungspotenzial des Hauptwirts (Dichte des Hauptwirts pro m^2 Blüten \times Virusprävalenz des Hauptwirts \times Viruslast des Hauptwirts) stand in einem positiven Zusammenhang mit der Prävalenz des jeweiligen Virus in anderen Bienenarten (Abbildung 17). Mit zunehmendem Übertragungspotenzial der Honigbienen stieg die Prävalenz des DWV-B und BQCV bei allen drei Hummelarten, dessen Hauptwirt die Honigbiene ist. Gleichmaßen nahm die Prävalenz von ABPV bei *B. terrestris* und *B. pascuorum* mit zunehmendem Übertragungspotenzial des Hauptwirts *B. lapidarius* zu (Abbildung 17). Diese Ergebnisse zeigen, dass Viren sowohl von Honigbienen als auch von Hummeln in Abhängigkeit ihrer Dichte relativ zum Blütenangebot (hier: blütenbesuchende Individuen pro m^2 Blüten in den Lebensräumen), ihrer Virusprävalenz und Viruslast (Übertragungspotenzial) übertragen werden.

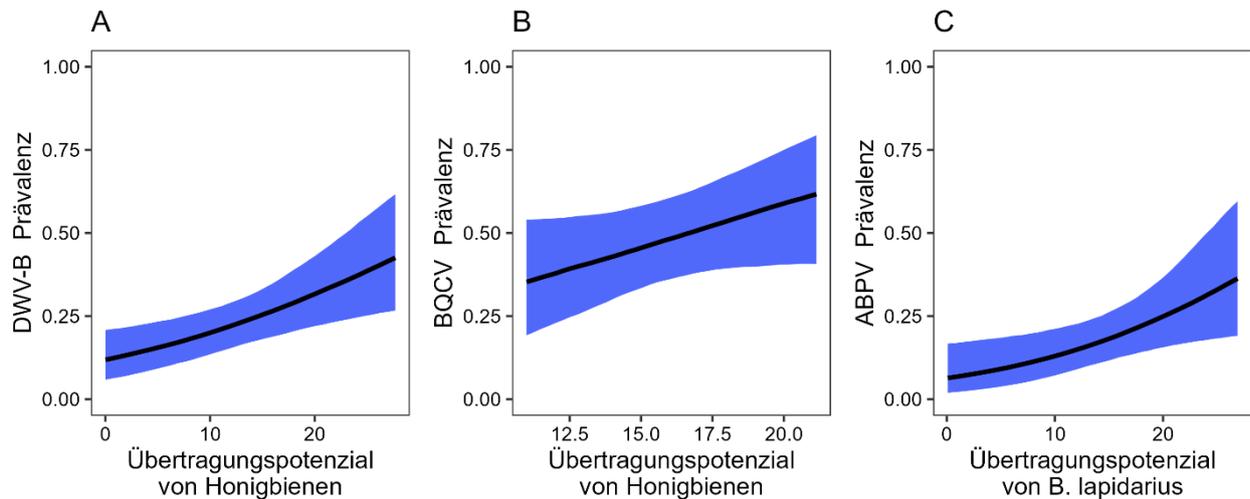


Abbildung 17. Die vorhergesagte Virusprävalenz im Verhältnis zum Übertragungspotenzial des Hauptwirts für (A) DWV-B bei alle drei Hummelarten, dessen Hauptwirt die Honigbiene ist, (B) BQCV Prävalenz bei alle drei Hummelarten, dessen Hauptwirt ebenfalls die Honigbiene ist, und (C) ABPV bei *B. terrestris* und *B. pascuorum*, dessen Hauptwirt die *B. lapidarius* ist. Der schattierte Bereich stellt die 95% Glaubwürdigkeitsintervalle dar.

4.5 Populationsdichten Hummeln (AP 5)

Die Populationsdichten von Hummeln sollen basierend auf Genomsequenzen geschätzt werden. Die Analyse des vollständigen Datensatzes (*Bombus*-Sequenzen aus den Jahren 2021, 2022 und 2023 für 430 *B. lapidarius*-Proben und 432 *B. pascuorum*-Proben) war bei Redaktionsschluss noch nicht abgeschlossen und wird fortgesetzt. Basierend auf einer vorläufigen Next Generation Sequencing-Analyse (Hochdurchsatz-Analyse von DNA) von *B. lapidarius* aus den Jahren 2021 und 2023, haben wir DNS-Sequenzen der häufigen Bienensymbionten und Parasiten wie Trypanosomen (*Crithidia* spp. und *Lotmaria* sp.), Neogregarinen (*Apicystis* spp.), Nosematidae (*Nosema* spp.; Abbildung 18). Es gab mehr Trypanosomen-NGS-Reads in den beprobten *B. lapidarius* im Jahr 2021, in dem vier Versuchsvölker an den Standorten vorhanden waren. Im dritten Jahr des Projekts (2023) in dem keine Versuchsvölker aufgestellt wurden, konnten wir bislang keinen Unterschied in der Anzahl der NGS-Reads zwischen den Standorten, an denen die Honigbienendichte 2022 experimentell erhöht wurde, finden. Diese ersten, vorläufigen Ergebnisse deuten darauf hin, dass Pathogenübertragung in Hummeln durch aktuelle Umweltfaktoren stärker beeinflusst wird und die Prävalenz nicht stark durch überwinternde Königinnen beeinflusst wird, sich also nicht über mehrere Jahre aufbaut. Diese vorläufigen Teilergebnisse werden wir in den kommenden Monaten ergänzen, sobald die vollständigen *B. lapidarius* und *B. pascuorum* NGS-Datensätze ausgewertet sind.

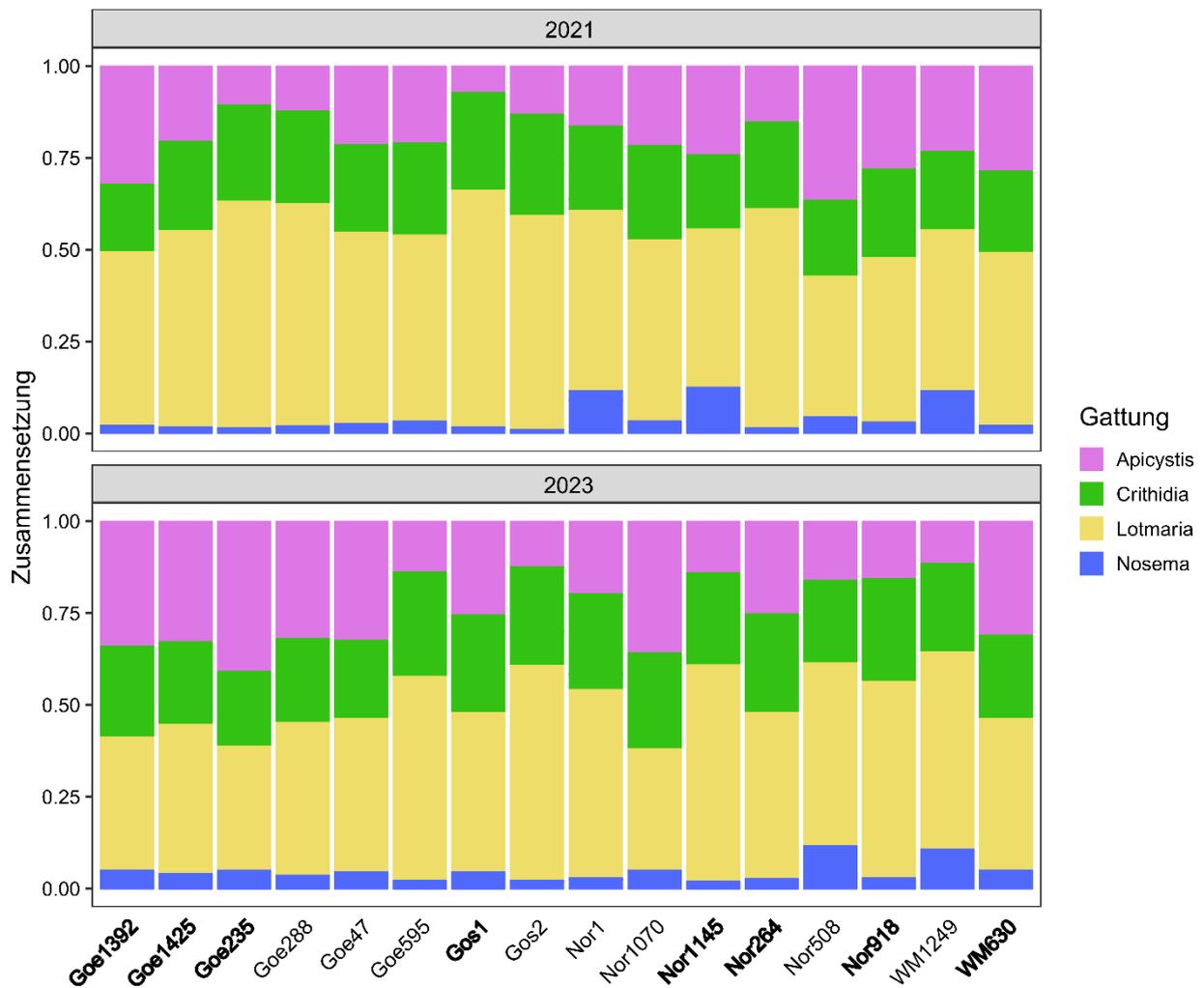


Abbildung 18. Zusammensetzung häufiger Bienenpathogene aus Hummeln über die Landschaften in den Jahren 2021 vor der experimentellen Erhöhung der Honigbienendichte und 2023 nach der experimentellen Erhöhung der Honigbienendichte. Fettgedruckte sind Landschaften (angegeben sind die Landschaftsnummern), die im Jahr 2022 eine erhöhte Honigbienendichte aufwiesen.

5. Diskussion der Ergebnisse

5.1 Experimentelle Erhöhung der Honigbienendichten

Durch das Aufstellen von 84 Jungvölkern konnten wir erfolgreich die lokale Anzahl der Honigbienen an den Bienenständen im Zentrum unserer Untersuchungslandschaften experimentell um das mehr als das Zwanzigfache erhöhen. Die Anzahl der Bienen an einem Bienenstand mit 84 Jungvölkern in unseren Landschaften entsprach im Sommer ca. 10 bis 15 Wirtschaftsvölkern, wenn ein Wirtschaftsvolk je 40.000 bis 60.000 Bienen umfasst. Allerdings konnten wir nur in einem Durchgang im Juni/Juli 2022 erhöhte Honigbienendichten in den untersuchten Lebensräumen in unseren Landschaften erfassen, während andere Studien deutlich erhöhte Dichten von Honigbienen in der Umgebung von großen Bienenständen feststellen konnten (González-Varo & Vilà 2017; Cane 2024). Die Honigbienendichten in den

beprobten Transektflächen waren insgesamt sehr variabel. Da Honigbienen große Sammelpfade bis zu mehreren Kilometern haben (Steffan-Dewenter & Kuhn 2003) und ihre Sammelflüge an das landschaftsweite Angebot an Blühressourcen anpassen (Bänsch et al. 2020), ist anzunehmen, dass die Arbeiterinnen auch außerhalb des 500 m Radius Nektar und Pollen gesammelt haben. Zudem nutzen Honigbienen Blühressourcen außerhalb der Agrarlandschaft, wie Blütenpflanzen und Bäume (z.B. Linde) im Siedlungsbereich oder in Gehölzen und Wäldern (Kämper et al. 2016). Diese Lebensräume und Ressourcen außerhalb der agrarisch genutzten Flächen wurden im Rahmen des Vorhabens nicht erfasst. Die Ergebnisse der experimentellen Dichteerhöhung zeigen, dass in Agrarlandschaften, in denen Ökolandbau in Kombination mit einjährigen Blühflächen und einem Spektrum an naturnahen Habitaten vorkommt, die Bienendichten in einigen Lebensräumen erhöht sein können, wenn mehr als 10 Wirtschaftsvölker an einem Ort aufgestellt werden. Die hohe Variabilität der Honigbienendichten in den Transekten deutet darauf hin, dass die räumliche und zeitliche Verteilung der Nektar und Pollen sammelnden Honigbienen stark vom lokalen und landschaftsskaligen Blütenangebot in Agrarlandschaften beeinflusst wird (Bänsch et al. 2021; Beyer et al. 2021).

5.2 Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf Landschaftsebene auf Wildbienen (AP 2)

5.2.1 Interagierende Effekte kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf die Dichten und den Artenreichtum von Wildbienen

Die Verfügbarkeit von Blühressourcen in Agrarumweltmaßnahmen auf Landschaftsebene ist entscheidend für den Erhalt und die Förderung von Wildbienen (Dichten und Artenvielfalt) in der Agrarlandschaft. Die vorliegende Studie ist unseres Wissens die erste, die eindeutige interaktive Auswirkungen von verschiedenen Blühressourcen (Agrarumweltmaßnahmen) auf die Dichten von Wildbienen auf der Landschaftsskala nachweist. Einjährige Blühflächen sind vor allem in Landschaften mit intensiverer Landwirtschaft, also einem geringen Anteil von ökologischem Landbau, wirksam. Dagegen können hohe Dichten von Wildbienen durch Ökolandbau in Kombination mit naturnahen Lebensräumen erzielt werden. Unsere Studie zeigt eindrucksvoll, dass die Kombination von Agrarumweltmaßnahmen zu synergistischen Wirkungen führen kann, mit denen Wildbienen in der Agrarlandschaft gezielt gefördert werden können.

Die vorliegenden Ergebnisse legen nahe, dass die Implementierung eines erhöhten Flächenanteils einer Agrarumweltmaßnahme in einfachen Landschaften, die nur geringe

Mengen anderer Agrarumweltmaßnahmen aufweisen, nicht zwangsläufig effizienter ist, wie es die Hypothese der mittleren Landschaftskomplexität nahelegt (Tschardt et al. 2012; Scheper et al. 2013). Die gezielte Kombination von Agrarumweltmaßnahmen kann die Wildbienenendichte durch Synergieeffekte erhöhen, die durch den Anbau diverser blühender Pflanzen verstärkt werden können und gleichzeitig die Bestäubungsleistungen unterstützen (Fijen et al. 2025). Die vorliegenden Ergebnisse können folglich als Orientierungswert für zukünftige Kooperationsprogramme fungieren (Petit & Landis 2023), mit dem Ziel, Ressourcen auf Landschaftsebene und deren interaktive Effekte zu optimieren und zu wirksameren Naturschutzmaßnahmen beizutragen. Diese sollten sich auf die Förderung nachhaltiger Agrarökosysteme konzentrieren und dem anhaltenden Rückgang von Bestäubern auf landwirtschaftlichen Flächen entgegenwirken.

5.2.2 Auswirkungen erhöhter Honigbienenendichten und kombinierter Agrarumweltmaßnahmen auf den Artenreichtum und Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen

Erste, vorläufige Ergebnisse zeigen, dass hohe Honigbienenendichten keinen direkten negativen Effekt auf den Artenreichtum von Wildbienen haben. Allerdings können sie die positiven Auswirkungen von naturnahen Habitaten in der Landschaft auf den Artenreichtum von Wildbienen abmildern, da bei niedrigen Honigbienenendichten mehr Wildbienenarten von einem hohen Anteil naturnaher Habitats in der Landschaft profitieren. Verschiedene naturnahe Habitats können sich positiv auf den Artenreichtum von Wildbienen auswirken, da sie sich häufig durch eine große Anzahl einheimischer Blütenpflanzen auszeichnen und außerdem Nistplätze sowohl für überirdisch als auch unterirdisch nistende Wildbienen bieten (Martínez-Núñez et al. 2022; Maurer et al. 2022). Kommen aber hohe Honigbienenendichten in einer Landschaft vor, so könnten weniger Nektar und Pollen in den naturnahen Habitats für die Wildbienen zur Verfügung stehen, da eine größere Nahrungskonkurrenz mit Honigbienen besteht (Lázaro et al. 2021). Problematisch ist dabei auch, dass in unseren Untersuchungen Honigbienen in diesen Landschaften mit hohen Anteilen von naturnahen Habitats besonders hohe Dichten erreichten, was darauf hinweist, dass Honigbienen (oder Imkereien) diese Landschaften bevorzugt nutzen. Dies könnte daran liegen, dass in naturnahen Habitats Blühressourcen vorhanden sind, wenn andere Massentrachten in Agrarlandschaften, wie z.B. Raps bereits verblüht sind (Timberlake et al. 2019). Die Ergebnisse zeigen, dass besonders in Landschaften, die wertvolle naturnahe Habitats für Wildbienen enthalten, die Anzahl der Honigbienenvölker limitiert werden sollte.

Auch unsere Ergebnisse zur potentiellen Konkurrenz zwischen Honig- und Wildbienen (Müller Index) zeigen (Lázaro et al. 2021), dass hohe Honigbienendichten sich negativ auf Wildbienen auswirken können. Anhand unserer Ergebnisse wird deutlich, dass besonders Hummeln ähnliche Blütenpflanzen anfliegen wie Honigbienen und somit mehr von der Konkurrenz durch hohe Honigbienendichten betroffen sein könnten. Allerdings können aus diesen Ergebnissen der Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen keine Schlussfolgerungen für die tatsächliche Populationsentwicklung von Hummeln gezogen werden. In Zukunft werden darüber weitere Analysen von Daten Aufschluss geben, die im Rahmen des Projektes ComBee gesammelt wurden (3.3).

5.3 Populationsentwicklung und Gesundheit von Honigbienenvölkern (AP 3.3, AP 4.2 und AP 4.3)

Unsere Ergebnisse tragen zur laufenden Diskussion über die Wirksamkeit von Strategien zur Förderung der Gesundheit und Fitness von *Apis mellifera*, einem wichtigen kommerziellen Bestäuber, bei. Die Analyse der Kombinationen von unterschiedlichen Agrarumweltmaßnahmen zeigen, dass der ökologische Landbau und einjährige Blühflächen das Vorkommen von Parasiten verringern und das Wachstum von Honigbienenvölkern fördern, wobei der ökologische Landbau eine größere Wirksamkeit aufweist. Diese Ergebnisse unterstützen die Ziele des europäischen Green Deal, der vorsieht, dass bis 2030 25 % der landwirtschaftlichen Flächen in der EU ökologisch bewirtschaftet werden sollen (Pe'er et al. 2022). Die in unserer Studie beobachtete leicht negative Auswirkung von naturnahen Habitaten auf die Gesundheit von Honigbienen deutet jedoch auf die Notwendigkeit einer differenzierteren Bewertung dieser Lebensräume hin, die hier zwar nicht für Honigbienen von Vorteil sind, aber bekanntermaßen ein breiteres Spektrum von Wildbestäubern unterstützen (Martínez-Núñez et al. 2022; Eraerts et al. 2023). Unsere Studie unterstreicht, dass Landschaftsmerkmale Bestäuber sowohl direkt durch die Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen als auch indirekt durch die Gestaltung der Parasitendynamik beeinflussen. Um die Gesundheit von Honigbienenvölkern in Agrarökosystemen zu verbessern, sollten Erhaltungsstrategien dem ökologischen Landbau und einjährigen Blühflächen Vorrang einräumen und gleichzeitig die Vorteile und Grenzen verschiedener Landbewirtschaftungsansätze sorgfältig abwägen, um vielfältige und gesunde Bestäuberpopulationen zu erhalten.

Unser Experiment zur Erhöhung der Honigbienendichten zeigte, dass die Bienenvölker durch die hohe Zahl von 84 Jungvölkern (etwa 10 Wirtschaftsvölker) nicht negativ beeinflusst

werden, weder in Form eines geringeren Bienenvolkwachstums noch in Form einer höheren Parasitenbelastung und -prävalenz. Es ist jedoch zu beachten, dass unsere Jungvölker sehr klein und gut behandelt waren. Daher ist es wahrscheinlich, dass eine höhere Anzahl größerer Wirtschaftsvölker zu einer deutlich höheren Bienendichte in der Landschaft führen und die Nahrungskonkurrenz verstärken könnten (González-Varo & Vilà 2017; Magrach et al. 2017). Eine nicht fachgerechte Haltung von Honigbienenvölkern könnte ferner zu einem stärkeren Auftreten von Parasiten und der Übertragung auf Hummeln und andere Wildbienenarten führen. Allerdings ist anzunehmen, dass die Parasitenübertragung bereits verhältnismäßig hoch ist und sich mit zunehmender Honigbienendichte nicht mehr stark ändert (Bartlett et al. 2019). Darüber hinaus zeigen wir, dass der direkte negative Zusammenhang zwischen Varroabefall und Bienenvolkwachstum zwar im Jahr 2021 nicht nachgewiesen werden konnte, wir aber im Jahr 2022 direkte Auswirkungen des Varroabefalls auf die Bienenvölker finden, was wahrscheinlich auf einen höheren Varroabefall bereits im Juli zurückzuführen ist. Es ist daher wichtig, die jährlichen Veränderungen in der Erregerdynamik bei der Modellierung der Auswirkungen von Parasiten auf die Fitness der Bienenvölker zu berücksichtigen.

5.4 Prävalenz und Übertragungswege von Pathogenen (AP 4.1 und AP 4.4)

Wir zeigen, dass Honigbienen und Wildbienen viele Krankheitserreger gemeinsam haben, wie die hohe Prävalenz einiger dieser Erreger nahelegt. In der Tat finden viele Studien das gleiche Muster (Manley et al. 2023; Maurer et al. 2024) und berichten auch über negative Auswirkungen dieser Krankheitserreger auf Wildbienen (Meeus et al. 2014; Tadei et al. 2025). Ausgehend von unseren Berechnungen der Reproduktionszahlen und statistischen Analysen ist es sehr wahrscheinlich, dass viele dieser Krankheitserreger nicht nur auf Honigbienen, sondern auch auf wilde Wirte angewiesen sind, um sich zu verbreiten. Da die Prävalenz der Viren mit dem Übertragungspotenzial des Hauptwirts zunimmt (das von der Dichte des Hauptwirts pro m^2 Blütenressourcen abhängt), ist es von entscheidender Bedeutung, reichlich Blütenressourcen für Bestäuber zur Verfügung zu stellen, um die Ausbreitung von Krankheitserregern in Agrarlandschaften einzudämmen. Dieses Ergebnis deckt sich mit anderen Studien, die darauf hindeuten, dass eine Erhöhung der Blütenressourcen oder ein größerer Anteil an Maßnahmen zur Förderung der Biodiversität zu einer geringeren Verbreitung des Erregers bei Bestäubern führt (Manley et al. 2023; Maurer et al. 2024).

5.5 Schlussfolgerungen

Unsere zentralen Ergebnisse zeigen, dass gezielte Kombinationen von Agrarumwelt- und Naturschutzmaßnahmen effektiv eingesetzt werden können, um die Abundanz und den Artenreichtum von Wildbienen in Agrarlandschaften zu fördern. Hier kann auch insbesondere die Renaturierung von naturnahen Habitaten eine zentrale Rolle spielen, weil diese Lebensräume neben Blühressourcen auch Nist- und Überwinterungsplätze für Wildbienen und andere Insekten darstellen. Die Kombination von Ökolandbau und naturnahen Habitaten zeigte mit synergistischen Effekten eine starke positive Wirkung auf die Dichten von Wildbienen. Aber auch die gezielte Förderung von Ökolandbau oder einjährigen Blühflächen kann einen wesentlichen Beitrag zum Bienenschutz leisten.

Einen generell positiven Effekt zeigte der Ökolandbau auch auf die Gesundheit von Honigbienen. Da die Übertragung von Krankheitserregern auf Wildbienen von den Dichten der Hauptwirte, v.a. Honigbienen und Hummeln, abhängt, sollten zu hohe Honigbierendichten insbesondere in Landschaften mit wertvollen naturnahen Habitaten vermieden werden. Zusätzliche Blühressourcen, die in ökologisch bewirtschafteten Feldern und einjährigen Blühflächen vorkommen, können das Risiko der innerartlichen Übertragung von Krankheitserregern sowie das Risiko einer Übertragung zwischen Honigbienen und Wildbienen verringern.

Eine gezielte Planung und Umsetzung von Agrarumwelt- und Naturschutzmaßnahmen kann auf der Landschaftsebene so gesteuert werden, dass hauptsächlich Vorteile für Wild- und Honigbienen entstehen, hier spielt auch der Ökolandbau eine wichtige und positive Rolle.

6. Angaben zum voraussichtlichen Nutzen und zur Verwertbarkeit der Ergebnisse

Die vorliegenden und zu erwartenden Ergebnisse des ComBee Verbundvorhabens werden wesentlich zu einem besseren Verständnis der Übertragungswege von Pathogenen in Honig- und Wildbienen beitragen. Ein Artikel wurde dazu bereits veröffentlicht (Pluta et al. 2024) und ein weiterer ist in Vorbereitung. Zudem trägt das Vorhaben wesentlich zur verbesserten Gestaltung von Agrarlandschaften bei, um die Wildbienen zu fördern, den Krankheitsdruck zu mindern und zugleich die Produktivität zu erhalten. Hier tragen die innovativen Ergebnisse der interaktiven Effekte wesentlich zu der Entwicklung von zukünftigen Agrarumweltmaßnahmen bei, die eine effektive Flächennutzung ermöglichen und so Nutzungsinteressen der Landwirtschaft und des Naturschutzes optimal berücksichtigen können.

Einige der Ergebnisse des Projektes ComBee haben eine hohe Relevanz für die Praxis und insbesondere die Planung und Implementierung von Agrarumweltmaßnahmen. Wir konnten zeigen, dass die Kombination von Agrarumweltmaßnahmen auf der Landschaftsebene eine wichtige Rolle bei deren Effektivität zur Förderung von Wildbienen spielt. Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass Ökolandbau besonders in Landschaften gefördert werden sollte, in denen wenig einjährige Blühflächen aber viele naturnahe Habitats vorhanden sind.

Ein weiteres praxisrelevantes Ergebnis ist der positive Einfluss von Ökolandbau auf die Gesundheit von Honigbienen. Hier konnten wir sowohl direkte positive Effekte auf das Koloniewachstum finden als auch indirekt positive Effekte durch eine Reduktion der Schädlinge. Daher sollte ein hoher Anteil von Ökolandbau in Agrarlandschaften angestrebt werden, um die Bienengesundheit zu fördern. Außerdem zeigen unsere Ergebnisse, dass ein reiches Blütenangebot entscheidend sein könnte, um die Übertragung von Bienenpathogenen in Agrarlandschaften einzudämmen.

Insgesamt zeigen unsere Ergebnisse die hohe Relevanz der Umsetzung von blütenreichen Agrarumweltmaßnahmen auf der Landschaftsebene. Zukünftige Agrarumweltmaßnahmen sollten daher auf der Landschaftsebene geplant werden und dabei die Kombination verschiedener Maßnahmen berücksichtigen.

7. Gegenüberstellung der ursprünglich geplanten zu den tatsächlich erreichten Zielen; Hinweise auf weiterführende Fragestellungen

Es konnten alle Projektziele erreicht werden. Unsere innovativen Ergebnisse zu den Kombinationen von Agrarumweltmaßnahmen und dem mechanistischen Verständnis der Übertragung von Pathogenen in Bezug auf die Kombinationen von Agrarumweltmaßnahmen und das Übertragungspotential der Hauptwirte sind zentral und wegweisend für weiterführende Studien. Der umfassende und komplexe Forschungsansatz kann im Rahmen weiterer Studien für andere Kombinationen von Agrarumweltmaßnahmen getestet werden. Die allgemeine Übertragbarkeit auf ein breiteres Spektrum an Maßnahmen und Landschaftstypen in anderen biogeografischen Regionen kann aufbauend auf dem Verbundvorhaben untersucht werden. Die Ergebnisse zur Pathogenübertragung sind höchst innovativ und tragen wesentlich zum Verständnis der komplexen Wechselwirkungen zwischen den Wirten, Pathogenen und Landschaftseinflüssen bei. Die bei Redaktionsschluss noch nicht abgeschlossenen Analysen zu den Effekten der Dichteerhöhung auf die Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen über einen Zeitraum von drei Jahren lassen weitere neue Ergebnisse erwarten, die in Bezug auf die Planung

und räumlich-explicite Umsetzung von effektiven Kombinationen von Agrarumweltmaßnahmen für den Schutz und die Förderung von Wild- und Honigbienen eine zentrale Rolle spielen werden. Basierend auf den Ergebnissen und eingesetzten neuartigen Methoden (u.a. die Extrapolation von Bienendichten und Artenreichtum auf Landschaftsebene) können zudem weitere Studien entwickelt werden, die zu einem besseren Verständnis der Wechselwirkungen zwischen Honigbienen und Wildbienen im Zusammenspiel mit Pathogenen und der landschaftsskaligen Verfügbarkeit von Ressourcen (Nahrung und Nistplätze) beitragen.

8. Zusammenfassung

Im Projekt ComBee wurden die Wirkungen und Wechselwirkungen von Agrarumweltmaßnahmen, Landschaftsstruktur und Honigbiendichten auf Wild- und Honigbienen sowie deren Krankheitserreger untersucht. Ziel war es, wissenschaftlich fundierte Empfehlungen für die bestäuberfreundliche Gestaltung von Agrarlandschaften zu entwickeln. Die Ergebnisse zeigen, dass gezielte Kombinationen von Ökolandbau, einjährigen Blühflächen und naturnahen Habitaten die Dichte und Artenvielfalt von Wildbienen erhöhen. Besonders effektiv erwies sich die Kombination von ökologischem Landbau mit naturnahen Habitaten, da diese Lebensräume sowohl Nahrungsressourcen als auch Nist- und Überwinterungsplätze bieten. Hohe Honigbiendichten können allerdings die positiven Effekte von naturnahen Habitaten auf die Artenvielfalt von Wildbienen verringern.

Zudem hatte der Ökolandbau einen direkten positiven Effekt auf das Koloniewachstum von Honigbienen und konnte auch deren Gesundheitszustand verbessern. Unsere Ergebnisse zeigen außerdem, dass, neben Honigbienen, auch Hummeln Hauptwirte für Bienenpathogene sein können und damit die Pathogenübertragung in Agrarlandschaften beeinflussen. Allerdings können Blühressourcen, die in ökologisch bewirtschafteten Feldern und einjährigen Blühflächen vorkommen, das Risiko der innerartlichen Übertragung von Krankheitserregern sowie das Risiko einer Übertragung zwischen Honigbienen, Hummeln und anderen Wildbienen verringern.

Eine landschaftsweit abgestimmte Umsetzung von Agrarumwelt- und Naturschutzmaßnahmen, insbesondere unter Einbezug des Ökolandbaus, bietet effektive Möglichkeiten, um gesunde und vielfältige Bestäuberpopulationen zu fördern und zentrale Ökosystemleistungen in Agrarlandschaften langfristig zu sichern.

9. Literaturverzeichnis

- Alger S.A., Burnham P.A. & Brody A.K. (2019). Flowers as viral hot spots: Honey bees (*Apis mellifera*) unevenly deposit viruses across plant species. *Plos One*, 14. 10.1371/journal.pone.0221800
- Bänsch S., Tschardt T., Gabriel D. & Westphal C. (2021). Crop pollination services: Complementary resource use by social vs solitary bees facing crops with contrasting flower supply. *Journal of Applied Ecology*, 58, 476-485. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13777>
- Bänsch S., Tschardt T., Ratnieks F.L.W., Härtel S. & Westphal C. (2020). Foraging of honey bees in agricultural landscapes with changing patterns of flower resources. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 291, 106792. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106792>
- Bartlett L.J., Rozins C., Brosi B.J., Delaplane K.S., de Roode J.C., White A., Wilfert L. & Boots M. (2019). Industrial bees: The impact of apicultural intensification on local disease prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 56, 2195-2205. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13461>
- Batáry P., Gallé R., Riesch F., Fischer C., Dormann C.F., Mußhoff O., Császár P., Fusaro S., Gayer C., Happe A.-K., Kurucz K., Molnár D., Rösch V., Wietzke A. & Tschardt T. (2017). The former Iron Curtain still drives biodiversity–profit trade-offs in German agriculture. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1279-1284. 10.1038/s41559-017-0272-x
- Beyer N., Gabriel D. & Westphal C. (2021). Contrasting effects of past and present mass-flowering crop cultivation on bee pollinators shaping yield components in oilseed rape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 319, 107537. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107537>
- BMEL (2019). Zukunftsstrategie ökologischer Landbau. In: Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) Berlin.
- Cameron S.A., Lozier J.D., Strange J.P., Koch J.B., Cordes N., Solter L.F. & Griswold T.L. (2011). Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 662. 10.1073/pnas.1014743108
- Cane J.H. (2024). Honeybees prevail at native wildflowers distant from wildland apiaries. *Biological Conservation*, 296. 10.1016/j.biocon.2024.110732
- Castle D., Grass I. & Westphal C. (2019). Fruit quantity and quality of strawberries benefit from enhanced pollinator abundance at hedgerows in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 275, 14-22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.003>
- Czechofsky K., Westphal C., Paxton R. & Hass A. (2024). Landscape-level synergistic and antagonistic effects among conservation measures drive wild bee densities and species richness. *Authorea (preprint)*, DOI: 10.22541/au.172676371.14402889/v1. DOI: 10.22541/au.172676371.14402889/v1
- Dainat B., vanEngelsdorp D. & Neumann P. (2012). Colony collapse disorder in Europe. *Environmental Microbiology Reports*, 4, 123-125. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2011.00312.x>
- Eeraerts M., Rogers E., Gillespie B., Best L., Smith O.M. & DeVetter L.W. (2023). Landscape-level honey bee hive density, instead of field-level hive density, enhances honey bee visitation in blueberry. *Landscape Ecology*, 38, 583-595. 10.1007/s10980-022-01562-1
- Fenton A., Streicker D.G., Petchey O.L. & Pedersen A.B. (2015). Data from: Are all hosts created equal? Partitioning host species contributions to parasite persistence in multihost communities [Dataset]. *Dryad*. <https://doi.org/10.5061/dryad.972mv>.
- Figuerola L.L., Grab H., Ng W.H., Myers C.R., Graystock P., McFrederick Q.S. & McArt S.H. (2020). Landscape simplification shapes pathogen prevalence in plant-pollinator networks. *Ecology Letters*, 23, 1212-1222. 10.1111/ele.13521
- Fijen T.P.M., Eeraerts M., Osterman J., Beyer N., Hass A., Lundin O. & Westphal C. (2025). Crop diversification for pollinator conservation. *Landscape Ecology*, 40, 19. 10.1007/s10980-024-02027-3
- Fürst M.A., McMahon D.P., Osborne J.L., Paxton R.J. & Brown M.J.F. (2014). Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature*, 506, 364-366. 10.1038/nature12977
- Genersch E., von der Ohe W., Kaatz H., Schroeder A., Otten C., Büchler R., Berg S., Ritter W., Mühlen W., Gisder S., Meixner M., Liebig G. & Rosenkranz P. (2010). The German bee monitoring project: a long term study to understand periodically high winter losses of honey bee colonies. *Apidologie*, 41, 332-352. 10.1051/apido/2010014

- González-Varo J.P. & Vilà M. (2017). Spillover of managed honeybees from mass-flowering crops into natural habitats. *Biological Conservation*, 212, 376-382. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.018>
- Goulson D., Nicholls E., Botias C. & Rotheray E.L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347. 10.1126/science.1255957
- Graystock P., Ng W.H., Parks K., Tripodi A.D., Muñoz P.A., Fersch A.A., Myers C.R., McFrederick Q.S. & McArt S.H. (2020). Dominant bee species and floral abundance drive parasite temporal dynamics in plant-pollinator communities. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1358-1367. 10.1038/s41559-020-1247-x
- Grozinger C.M. & Flenniken M.L. (2019). Bee Viruses: Ecology, Pathogenicity, and Impacts. In: *Annual Review of Entomology, Vol 64* (ed. Douglas AE), pp. 205-226. 10.1146/annurev-ento-011118-111942
- Haaland C., Naisbit R.E. & Bersier L.-F. (2011). Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 60-80. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00098.x>
- Hallmann C.A., Sorg M., Jongejans E., Siepel H., Hofland N., Schwan H., Stenmans W., Müller A., Sumser H., Hörrén T., Goulson D. & de Kroon H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12, e0185809. 10.1371/journal.pone.0185809
- Hass A., L., Kormann U.G., Tschardt T., Clough Y., Bailod A., Sirami C., Fahrig L., Martin J.-L., Baudry J., Bertrand C., Bosch J., Brotons L., Burel F., Georges R., Giralt D., Marcos-García María Á., Ricarte A., Siriwardena G. & Batáry P. (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20172242. 10.1098/rspb.2017.2242
- Imdorf A., Buehlmann G., Gerig L., Kilchenmann V. & Wille H. (1987). Überprüfung der Schätzmethode zur Ermittlung der Brutfläche und der Anzahl Arbeiterinnen in freifliegenden Bienenvölkern. *Apidologie*, 18, 137-146.
- IPBES (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. In: (eds. Brondizio ES, Settele J, Díaz S & Ngo HT) Bonn, Germany, p. 1148.
- Kämper W., Werner P.K., Hilpert A., Westphal C., Blüthgen N., Eltz T. & Leonhardt S.D. (2016). How landscape, pollen intake and pollen quality affect colony growth in *Bombus terrestris*. *Landscape Ecology*, 1-14. 10.1007/s10980-016-0395-5
- Kennedy C.M., Lonsdorf E., Neel M.C., Williams N.M., Ricketts T.H., Winfree R., Bommarco R., Brittain C., Burley A.L., Cariveau D., Carvalheiro L.G., Chacoff N.P., Cunningham S.A., Danforth B.N., Dudenhoefter J.-H., Elle E., Gaines H.R., Garibaldi L.A., Gratton C., Holzschuh A., Isaacs R., Javorek S.K., Jha S., Klein A.M., Kremenka K., Mandelik Y., Mayfield M.M., Morandin L., Neame L.A., Otieno M., Park M., Potts S.G., Rundlof M., Saez A., Steffan-Dewenter I., Taki H., Viana B.F., Westphal C., Wilson J.K., Greenleaf S.S. & Kremen C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16, 584-599. 10.1111/ele.12082
- Klein A.M., Vaissière B.E., Cane J.H., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C. & Tschardt T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 303-313. 10.1098/rspb.2006.3721
- Kovács-Hostyánszki A., Espíndola A., Vanbergen A.J., Settele J., Kremen C. & Dicks L.V. (2017). Ecological intensification to mitigate impacts of conventional intensive land use on pollinators and pollination. *Ecology Letters*, 20, 673-689. 10.1111/ele.12762
- Lázaro A., Müller A., Ebmer A.W., Dathe H.H., Scheuchl E., Schwarz M., Risch S., Pauly A., Devalez J., Tschudin T., Gómez-Martínez C., Papas E., Pickering J., Waser N.M. & Petanidou T. (2021). Impacts of beekeeping on wild bee diversity and pollination networks in the Aegean Archipelago. *Ecography*, 44, 1353-1365. <https://doi.org/10.1111/ecog.05553>
- Magrach A., Gonzalez-Varo J.P., Boiffier M., Vila M. & Bartomeus I. (2017). Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1299-1307. 10.1038/s41559-017-0249-9

- Manley R., Boots M. & Wilfert L. (2015). REVIEW: Emerging viral disease risk to pollinating insects: ecological, evolutionary and anthropogenic factors. *Journal of Applied Ecology*, 52, 331-340. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12385>
- Manley R., Doublet V., Wright O.N., Doyle T., Refoy I., Hedges S., Pascall D., Carvell C., Brown M.J.F. & Wilfert L. (2023). Conservation measures or hotspots of disease transmission? Agri-environment schemes can reduce disease prevalence in pollinator communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 378. 10.1098/rstb.2022.0004
- Manley R., Temperton B., Doyle T., Gates D., Hedges S., Boots M. & Wilfert L. (2019). Knock-on community impacts of a novel vector: spillover of emerging DWV-B from Varroa-infested honeybees to wild bumblebees. *Ecology Letters*, 22, 1306-1315. 10.1111/ele.13323
- Martínez-Núñez C., Kleijn D., Ganuza C., Heupink D., Raemakers I., Vertommen W. & Fijen T.P.M. (2022). Temporal and spatial heterogeneity of semi-natural habitat, but not crop diversity, is correlated with landscape pollinator richness. *Journal of Applied Ecology*, 59, 1258-1267. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14137>
- Maurer C., Schauer A., Yañez O., Neumann P., Gajda A., Paxton R.J., Pellissier L., Schweiger O., Szentgyörgyi H., Vanbergen A.J. & Albrecht M. (2024). Species traits, landscape quality and floral resource overlap with honeybees determine virus transmission in plant-pollinator networks. *Nature Ecology & Evolution*, 8. 10.1038/s41559-024-02555-w
- Maurer C., Sutter L., Martínez-Núñez C., Pellissier L. & Albrecht M. (2022). Different types of semi-natural habitat are required to sustain diverse wild bee communities across agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 59, 2604-2615. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14260>
- McArt S.H., Koch H., Irwin R.E. & Adler L.S. (2014). Arranging the bouquet of disease: floral traits and the transmission of plant and animal pathogens. *Ecology Letters*, 17, 624-636. <https://doi.org/10.1111/ele.12257>
- McMahon D.P., Wilfert L., Paxton R.J. & Brown M.J.F. (2018). Emerging Viruses in Bees: From Molecules to Ecology. In: *Advances in Virus Research* (ed. Malmstrom CM). Academic Press, pp. 251-291. <https://doi.org/10.1016/bs.aivir.2018.02.008>
- Meeus I., de Miranda J.R., de Graaf D.C., Wäckers F. & Smagghe G. (2014). Effect of oral infection with Kashmir bee virus and Israeli acute paralysis virus on bumblebee (*Bombus terrestris*) reproductive success. *Journal of Invertebrate Pathology*, 121, 64-69. 10.1016/j.jip.2014.06.011
- Müller U., McMahon D.P. & Rolff J. (2019). Exposure of the wild bee *Osmia bicornis* to the honey bee pathogen *Nosema ceranae*. *Agricultural and Forest Entomology*, 21, 363-371. <https://doi.org/10.1111/afe.12338>
- Natsopoulos M.E., McMahon D.P., Doublet V., Frey E., Rosenkranz P. & Paxton R.J. (2017). The virulent, emerging genotype B of Deformed wing virus is closely linked to overwinter honeybee worker loss. *Scientific Reports*, 7, 5242. 10.1038/s41598-017-05596-3
- Nazzi F. & Le Conte Y. (2016). Ecology of Varroa destructor, the Major Ectoparasite of the Western Honey Bee, *Apis mellifera*. *Annual Review of Entomology*, 61, 417-432. 10.1146/annurev-ento-010715-023731
- Pe'er G., Finn J.A., Diaz M., Birkenstock M., Lakner S., Roder N., Kazakova Y., Sumrada T., Bezak P., Concepcion E.D., Danhardt J., Morales M.B., Rac I., Spulerova J., Schindler S., Stavrinides M., Targetti S., Viaggi D., Vogiatzakis I.N. & Guyomard H. (2022). How can the European Common Agricultural Policy help halt biodiversity loss? Recommendations by over 300 experts. *Conservation Letters*, 15. 10.1111/conl.12901
- Petit S. & Landis D.A. (2023). Landscape-scale management for biodiversity and ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 347, 108370. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108370>
- Piot N., Meeus I., Kleijn D., Scheper J., Linders T. & Smagghe G. (2019). Establishment of wildflower fields in poor quality landscapes enhances micro-parasite prevalence in wild bumble bees. *Oecologia*, 189, 149-158. 10.1007/s00442-018-4296-y
- Pluta P., Czechofsky K., Hass A., Frank L., Westerhoff A., Klingenberg H., Theodorou P., Westphal C. & Paxton R.J. (2024). Organic farming and annual flower strips reduce parasite prevalence in honeybees and boost colony growth in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14723>

- Potts S.G., Imperatriz-Fonseca V., Ngo H.T., Aizen M.A., Biesmeijer J.C., Breeze T.D., Dicks L.V., Garibaldi L.A., Hill R., Settele J. & Vanbergen A.J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540, 220. 10.1038/nature20588
- Schellhorn N.A., Gagic V. & Bommarco R. (2015). Time will tell: resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 524-530. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.007>
- Scheper J., Bommarco R., Holzschuh A., Potts S.G., Riedinger V., Roberts S.P.M., Rundlöf M., Smith H.G., Steffan-Dewenter I., Wickens J.B., Wickens V.J. & Kleijn D. (2015). Local and landscape-level floral resources explain effects of wildflower strips on wild bees across four European countries. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1165-1175. 10.1111/1365-2664.12479
- Scheper J., Holzschuh A., Kuussaari M., Potts S.G., Rundlöf M., Smith H.G. & Kleijn D. (2013). Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecology Letters*, 16, 912-920. 10.1111/ele.12128
- Schmid-Hempel R., Eckhardt M., Goulson D., Heinzmann D., Lange C., Plischuk S., Escudero L.R., Salathé R., Scriven J.J. & Schmid-Hempel P. (2014). The invasion of southern South America by imported bumblebees and associated parasites. *Journal of Animal Ecology*, 83, 823-837. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12185>
- Seibold S., Gossner M.M., Simons N.K., Blüthgen N., Müller J., Ambarlı D., Ammer C., Bauhus J., Fischer M., Habel J.C., Linsenmair K.E., Nauss T., Penone C., Prati D., Schall P., Schulze E.-D., Vogt J., Wöllauer S. & Weisser W.W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574, 671-674. 10.1038/s41586-019-1684-3
- Sirami C., Gross N., Baillod A.B., Bertrand C., Carrié R., Hass A., Henckel L., Mignet P., Vuillot C., Alignier A., Girard J., Batáry P., Clough Y., Violle C., Giralt D., Bota G., Badenhausser I., Lefebvre G., Gauffre B., Vialatte A., Calatayud F., Gil-Tena A., Tischendorf L., Mitchell S., Lindsay K., Georges R., Hilaire S., Recasens J., Solé-Senan X.O., Robleño I., Bosch J., Barrientos J.A., Ricarte A., Marcos-García M.Á., Miñano J., Mathevet R., Gibon A., Baudry J., Balent G., Poulin B., Burel F., Tschardt T., Bretagnolle V., Siriwardena G., Ouin A., Brotons L., Martin J.-L. & Fahrig L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 16442-16447. 10.1073/pnas.1906419116
- Steffan-Dewenter I. & Kuhn A. (2003). Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 569-575. 10.1098/rspb.2002.2292
- Tadei R., Cilia G., da Silva E.C.M., Blanco G.S., Albacete S., Azpiazu C., Granato A., Bortolin F., Martini A., Bosch J., Malaspina O. & Sgolastra F. (2025). Co-exposure to a honeybee pathogen and an insecticide: synergistic effects in a new solitary bee host but not in *Apis mellifera*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 292. 10.1098/rspb.2024.2809
- Tehel A., Brown M.J.F. & Paxton R.J. (2016). Impact of managed honey bee viruses on wild bees. *Current Opinion in Virology*, 19, 16-22. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2016.06.006>
- Timberlake T.P., Vaughan I.P. & Memmott J. (2019). Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, 56, 1585-1596. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13403>
- Tschardt T., Tylianakis J.M., Rand T.A., Didham R.K., Fahrig L., Batary P., Bengtsson J., Clough Y., Crist T.O., Dormann C.F., Ewers R.M., Freund J., Holt R.D., Holzschuh A., Klein A.M., Kleijn D., Kremen C., Landis D.A., Laurance W., Lindenmayer D., Scherber C., Sodhi N., Steffan-Dewenter I., Thies C., van der Putten W.H. & Westphal C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661-685. 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
- Tuck S.L., Winqvist C., Mota F., Ahnstrom J., Turnbull L.A. & Bengtsson J. (2014). Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51, 746-755. 10.1111/1365-2664.12219
- Tylianakis J.M. & Morris R.J. (2017). Ecological Networks Across Environmental Gradients. In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol 48* (ed. Futuyma DJ), pp. 25-48. 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022821
- Westphal C., Bommarco R., Carre G., Lamborn E., Morison N., Petanidou T., Potts S.G., Roberts S.P.M., Szentgyörgyi H., Tscheulin T., Vaissiere B.E., Wojciechowski M., Biesmeijer J.C.,

- Kunin W.E., Settele J. & Steffan-Dewenter I. (2008). MEASURING BEE DIVERSITY IN DIFFERENT EUROPEAN HABITATS AND BIOGEOGRAPHICAL REGIONS. *Ecological Monographs*, 78, 653-671. 10.1890/07-1292.1
- Westrich P., Mandery K., Riemann H., Ruhnke H., Saure C. & Voith J. (2012). Rote Liste und Gesamtartenliste der Bienen (Hymenoptera, Apidae) Deutschlands. (5. Fassung, Stand Februar 2011). *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, 70, 373–416.
- Wilfert L., Long G., Leggett H.C., Schmid-Hempel P., Butlin R., Martin S.J.M. & Boots M. (2016). Deformed wing virus is a recent global epidemic in honeybees driven by Varroa mites. *Science*, 351, 594. 10.1126/science.aac9976
- Wintermantel D., Odoux J.F., Chadoeuf J. & Bretagnolle V. (2019). Organic farming positively affects honeybee colonies in a flower-poor period in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 56, 1960-1969. 10.1111/1365-2664.13447
- Wittmann K., Gamal Ibrahim M., Straw A.D., Klein A.-M. & Staab M. (2024). Monitoring fast-moving animals—Building a customized camera system and evaluation toolset. *Methods in Ecology and Evolution*, 15, 836-842. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14322>

10. Realisierte Veröffentlichungen zum Projekt, bisherige und geplante Aktivitäten zur Verbreitung der Ergebnisse

10.1 Wissenschaftliche Publikationen

- Pluta P., Czechofsky K., Hass A., Frank L., Westerhoff A., Klingenberg H., Theodorou P., Westphal C. & Paxton R.J. (2024). Organic farming and annual flower strips reduce parasite prevalence in honeybees and boost colony growth in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14723>
- Czechofsky K, Westphal C, Paxton R, Hass A (2024) Landscape-level synergistic and antagonistic effects among conservation measures drive wild bee densities and species richness. Authorea (preprint): DOI: [10.22541/au.172676371.14402889/v1](https://doi.org/10.22541/au.172676371.14402889/v1) (angenommen April 2025, *Journal of Applied Ecology*)

Weitere wissenschaftliche Artikel sind in Vorbereitung:

- Populationsentwicklung von Wildbienen und ihren Gegenspielern in Nisthilfen und deren Wechselwirkungen zwischen den Landschaftsfaktoren (Anteile Ökolandbau, naturnahe Habitate und Blühflächen) untersucht (AP 3.1)
- Interaktive Effekte der Landschaftsfaktoren (Anteile Ökolandbau, naturnahe Habitate und Blühflächen) und Honigbienenendichteerhöhung auf Pflanzen-Bestäuber-Netzwerke (AP1.2, AP2.1 und AP2.2)
- Einfluss von Pflanzen-Bestäuber-Netzwerken auf die Verbreitung von Krankheitserregern in Honigbienen und Wildbienen (AP 2.1, AP 4.1, AP 4.4)

- Interaktive Effekte der Landschaftsfaktoren (Anteile Ökolandbau, naturnahe Habitate und Blühflächen) und Honigbienendichteerhöhung auf die Populationsdichten von Hummeln (AP 5)

10.2 Presseinformationen und andere Beiträge

- Öko-Landbau und Bienengesundheit - Bund fördert neues Forschungsprojekt „Combee“ der Universitäten Göttingen und Halle, Presseinformation Nr. 47 - 30.03.2021
- **BEENOVATION** - Auftaktveranstaltung BEENOVATION am 1. März 2023 unter Beteiligung Göttinger Wissenschaftlerinnen vom Projekt “ComBee“ in Berlin